DAS BLUTGEFÄSSSYSTEM VON ANODONTA CELLENSIS SCHRÖT.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT

VON

HERMANN SCHWANECKE
AUS WERNIGERODE A. H.

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

MIT 39 FIGUREN IM TEXT

MARBURG 1913

Von der Fakultät angenommen am 14. Februar 1913

Referent: Geh. Reg. Rat Prof. Dr. E. Korschelt

(Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie«. Bd. CVII, 1. Heft.)

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 2
II. Material und Methoden 3
III. Allgemeine Topographie 5
IV. Das arterielle Gefäßsystem 9
A. Gefäße im Bereich der vorderen Aorta (Aorta anterior) 9
1. Lage von Herz, Vorhöfen, Aorten und Enddarm im Pericard 9
2. Die vordere Aortenklappe 12
3. Der große Aortenbogen 13
4. Die Visceralarterie (Art. visceralis) 18
5. Vereinigte Fuß- und Mantelarterie (A. pedalis et pallialis communis) 22
a. Die Fußarterie (Art. pedalis) 23
b. Die vordere Mantelarterie (Art. pallialis anterior) . . 25
c. Die Mundlappenarterie (Art. tentacularis) 30
B. Gefäße im Bereich der hinteren Aorta (Aorta posterior) 33
1. Die hintere Aortenklappe 33
2. Die hintere Mantelarterie (Art. pallialis posterior) 35
V. Das venöse Gefäßsystem 42
1. Die Sammelvenen des Körpers 42
2. Das Bojanussche Organ und der Sinus venosus 48
3. Der Kiemenkreislauf 54
4. Der Mantel und seine Circulationsverhältnisse 67
VI. Allgemeine Blutcirculation, Schwellung des Fußes und Bewegung der Muscheln 70
Literaturverzeichnis 74

I. Einleitung.

Den vor nunmehr über 50 Jahren erschienenen ausgezeichneten Arbeiten von Langer über das Gefäßsystem der Teichmuschel sind seitdem keine neueren Untersuchungen gefolgt, die rein morphologisch über das Gefäßsystem irgendwelcher Muscheln in einem derartigen Umfange Aufschluß geben. Zwar beschäftigte sich auch fernerhin eine große Anzahl von Forschern mit dem Gefäßsystem besonders von *Anodonta*, aber sie ließen sich mehr von histologischen und physiologischen Gesichtspunkten als von morphologischen leiten. Nur mehr gelegentlich, falls es der Zweck ihrer Arbeit erforderte, streiften sie auch morphologische Spezialfragen. Da ihre Ergebnisse teilweise von denen Langers abwichen, teilweise aber eine Erweiterung derselben darstellten, so schien es nicht ohne Wert zu sein, alles auf diesem Gebiet bisher bekannt gewordene zusammenzustellen, nachzuprüfen und kritisch zu sichten. Es soll dadurch eine möglichst sichere Grundlage für künftige Untersuchungen geliefert werden, mögen diese nun physiologischer oder histologischer Art sein.

Da im Prinzip der Bau des Gefäßsystems der Muscheln ein recht übereinstimmender ist, so konnte eine sich besonders leicht darbietende Muschel für die Ausführung der vorliegenden Untersuchungen gewählt werden, nämlich unsre gewöhnliche Teichmuschel, zumal sie ohnedies für die Darstellung der andern Organe des Muschelkörpers bei gleichzeitig ausgeführten Untersuchungen verwendet wurde. Bezüglich der speziellen Abweichungen bei den andern Lamellibranchiaten sei besonders auf die Arbeit von Ménégaux verwiesen. Von vornherein wurde das Hauptgewicht auf die Morphologie des Gefäßsystems gelegt, infolgedessen wurden Abbildungen von Schnitten nur ausnahmsweise gegeben. Dieses Verfahren rechtfertigt sich wohl von selbst aus dem Umfang des Stoffes der vorliegenden Arbeit. Ebenso wie histologische Bemerkungen nur gelegentlich gemacht werden, soll auf die Physiologie nur ganz kurz am Schlusse eingegangen werden, indem dort, als mit der Morphologie des Gefäßsystems eng zusammenhängend, einiges über die Schwellung des Fußes der Lamellibranchiaten gesagt werden soll.

Die Angaben über die Morphologie des Gefäßsystems sind in der Literatur weit verstreut und werden meistens nur gelegentlich bei andern Untersuchungen erwähnt. Eine gute Literaturzusammenstellung hierüber geben Griesbach in seiner Habilitationsschrift und dann Carrière. Wenn auch diese betreffenden Arbeiten selber einen

hauptsächlich histologischen Charakter tragen, so sind jedoch auch die morphologischen Untersuchungen in ihnen nahezu vollständig aufgeführt.

Die sich auf das Gefäßsystem der Muscheln beziehenden Arbeiten lassen sich fast alle in drei große Gruppen einteilen, eine Gliederung, die nicht nur zeitlich, sondern auch inhaltlich vollberechtigt erscheint. In der ersten Gruppe wird hauptsächlich die Frage zu beantworten gesucht, ob die Lamellibranchiaten ein offenes oder ein geschlossenes Gefäßsystem besitzen, d. h. ob echte Capillaren vorhanden sind oder nicht. Hierher gehören als für unsern Zweck wichtig besonders Garner, K. E. v. Baer und Milne-Edwards, auch Cuvier. Daß in diesem Streit eine Einigung nicht zu erzielen war, hatte zwei Gründe.

Einmal waren die Methoden noch nicht ausgebildet und zweitens fehlte eine sichere Grundlage für jene Untersuchungen, da ja die Morphologie des Gefäßsystems noch nicht genügend bekannt war. Diesen Punkt zu klären war also die gegebene Aufgabe für die nun folgende Gruppe von Autoren. Ihr gehören besonders an Keber, v. Rengarten, Langer und v. Hessling. Erst jetzt konnten die histologischen und physiologischen Forschungen erneut aufgenommen und mit mehr Aussicht auf Erfolg durchgeführt werden. Neben der schon genannten Frage nach dem Geschlossensein der Gefäße wird die ebenfalls schon von den älteren Autoren aufgeworfene Frage zu beantworten versucht, ob die Lamellibranchier zur Bewegung ihres Fußes eine Aufnahme von Wasser in das Gefäßsystem nötig hätten. Hier wären besonders zu nennen: Kollmann, Griesbach, Fleischmann, Flemming, E. Ray Lancester, Carrière, Schiemenz, Barrois, Peck, Bonnet u. a. Vielleicht könnte man am Schlusse noch die neueren Autoren von den übrigen abtrennen und zu einer vierten Gruppe zusammenfassen, wie: Janssens, Cuénot, Grobben, Ménégaux, Willem, Rankin, Toureng u. a. Es handelt sich bei diesen mehr um nachprüfende oder zusammenfassende Arbeiten. Eins verdient jedoch nochmals hervorgehoben zu werden: eine gleich umfangreiche und gleich genaue Arbeit wie die von Langer über das Blutgefäßsystem der Teichmuschel ist seitdem nicht wieder geliefert worden.

II. Material und Methode.

Als spezielles Objekt für die Untersuchungen über das Blutgefäßsystem der Teichmuschel diente eine in den abgeschnürten Flußarmen der Lahn und der Ohm vorkommende Art, die als *Anodonta cellensis*

Schröt. bestimmt wurde. Wie sich aus dem Zweck der Arbeit von selbst ergibt, wurden ausnahmslos nur große ausgewachsene Exemplare von 12—17 cm Länge verwandt.

Bei der Eigenart des Objektes mußte die Injektion und das darauf folgende Freilegen der injizierten Gefäße auf ganz besondere Schwierigkeiten stoßen. Einmal war die bekannte außerordentliche Kontraktionsfähigkeit dieser Tiere in Betracht zu ziehen und mußte deshalb zu besonderen vorbereitenden Maßnahmen veranlassen. Sodann erschwerte aber auch die innere Beschaffenheit des Muschelleibes, nämlich das dichte, alle Organe umspannende Bindegewebe und die widerstandsfähigen Muskelbündel des Fußes, das Arbeiten. Um die Kontraktionsbewegungen auf ein Minimum herabzusetzen oder womöglich ganz aufzuheben, wurden verschiedene, auch in starker Verdünnung wirksame Muskelgifte verwandt. Nach anfänglichen Versuchen mit Cocain, das sich jedoch in seinen Wirkungen als zu unzuverlässig und schwer zu kontrollieren erwies, wurde nach einer von Hofer angegebenen Methode mittels salzsauerem Hydroxylamin verfahren und hiermit die besten Ergebnisse erzielt. Die Muscheln verblieben über Nacht in einer 3—4%igen wässerigen Lösung dieses Salzes und waren am andern Morgen soweit gelähmt, daß die Injektion vorgenommen werden konnte, ohne befürchten zu müssen, daß die Injektionsmasse in den Gefäßen wieder zurückgetrieben werden könnte. Etwaige noch vorhandene schwache Kontraktionsbewegungen wurden durch Einlegen in verdünnten Eisessig (4%) sofort unterbunden. Selbstverständlich ist die lähmende Wirkung des Hydroxylamins auch abhängig von der Größe und dem jeweiligen Lebenszustand des betreffenden Tieres. Das Verfahren war infolgedessen dementsprechend zu modifizieren.

Was die Injektionsmethode selbst anbetrifft, so war für die Auswahl der Injektionsmasse wie schon angedeutet besonders bestimmend das Fehlen eines besonderen Körperhohlraumes, der die inneren Organe umschließt. Die Injektionsmasse mußte also die nötige Dünnflüssigkeit verbinden mit genügender Festigkeit und Zähigkeit, um bei der nachfolgenden Entfernung des Bindegewebes, der Muskeln usw. weder auszufließen noch zu zerbröckeln. Demnach schieden von vornherein alle Gelatine- und Glyzeringemische aus, desgleichen alkoholische Schellacklösungen, mit welchen beiden ich sehr gute Resultate bei *Helix* erzielt hatte. Dagegen erwies sich Paraffin mit einem Schmelzpunkt von 40 ° C zur Darstellung der Topographie der größeren Gefäße als sehr gut verwendbar. Für die feineren Gefäße wurde eine

von Schuberg angegebene Lösung von Celloidin benutzt: in 100 ccm Aceton werden 4 Gramm Celloidin und 4 Gramm Kampher aufgelöst und zur Färbung nach Gutdünken pulverisiertes Zinober oder Ultramarin hinzugefügt. Zur Injektion der feinsten Gefäße wurde diese Masse auf das doppelte verdünnt. Beiläufig möchte ich nicht unerwähnt lassen, daß sich, wie Injektionsversuche im hiesigen Institut ergaben, diese Masse nicht nur für Mollusken, sondern auch ganz hervorragend für Wirbeltiere eignet, dagegen ergab sich, daß die bekannte Meisenheimersche Injektionsmasse bei Muscheln nicht verwendbar ist, da sie unter den eigenartigen Verhältnissen rasch erhärtet und dann herausbröckelt.

Um das arterielle Gefäßsystem sichtbar zu machen, wurden die Injektionen selber durch die vordere bezw. hintere Aorta ausgeführt, die Injektion der Venen und der Falten des Bojanusschen Organes durch den Sinus venosus. Die Gefäße der Kiemen wurden injiziert teils ebenfalls durch den Sinus venosus, teils durch die Vorhöfe. Ein Einbinden der Kanüle ist außer an dem Anfangsteil der Aorten unmöglich. Nach der Injektion wurden die Objekte in Kalilauge gelegt; hierdurch wurden sie nach Verlauf von 3—4 Stunden teilweise aufgehellt, so besonders Mantelrand und Fußspitze, das übrige Gewebe wenigstens aufgelockert. Auch Glyzerin eignete sich vorzüglich zum Aufhellen, z. B. Mundlappen, Typhlosolis des Darmes und Kiemen. Das Freilegen geschah meist von der rechten Körperseite her, ein Verfahren, das durch die Lage der Hauptblutgefäße auf der rechten Seite des Darmes geboten war. Aufbewahrt wurden die Präparate in 10%igem Formol, das die Form und Farbe sowohl der Gewebe als auch der Injektionsmasse besser erhält als Alkohol. Jedoch muß das Formol von Zeit zu Zeit wegen der schleimreichen Objekte erneuert werden, ohne daß die eingetretene Trübung auf Mazeration hinweist (vgl. Schuberg).

III. Allgemeine Topographie.

Um die Darstellung nicht zu unübersichtlich zu gestalten, empfiehlt es sich vorerst kurz die allgemeine Topographie des Blutgefäßsystems zu behandeln, auf die Einzelverhältnisse jedoch in besonderen Abschnitten einzugehen. Weiter möge noch als einleitende Bemerkung dienen, daß die Bezeichnungen für die Muskulatur entnommen sind: A. Lang, vgl. Anatomie der wirbellosen Tiere, II. Aufl., Mollusca. Für die Bezeichnungen der Gefäße waren Langer, Das Gefäßsystem der Teichmuschel und v. Hessling, Die Perlmuschel und ihre Perlen maß-

gebend. Eine für das Verständnis des Verlaufes des Darmkanals sehr gute Bezeichnungsweise, der auch ich mich im folgenden anschließen möchte, bringt F. Gutheil in seiner Arbeit über das Darmsystem und die Mitteldarmdrüse von *Anodonta*.

Da bei den Muscheln Extremitäten zur Fortbewegung fehlen, deren Funktion vielmehr von dem muskulösen, unteren Teil des Eingeweidesacks, dem sogenannten Fuß übernommen ist, so ist deren Bewegung naturgemäß eine ziemlich langsame; dadurch ist aber auch die bedeutende Ausdehnung und Differenzierung des Darmkanals bedingt. Infolgedessen schließt sich auch die Anordnung der Gefäße eng an den Verlauf des Darmkanals und an die Muskelhaube an. Es ist also unbedingt nötig, sich mit der Topographie der Organe speziell des Darmes bekannt zu machen, ehe zu der allgemeinen Beschreibung des Gefäßsystems übergegangen werden kann.

Wie schon Gutheil hervorhob und ich nur bestätigen kann, ist nach unsern Beobachtungen der Verlauf des Darmkanals bei *Anodonta* und *Unio* ein andrer als der sonst in den Lehrbüchern und den übrigen sich mit diesen Muscheln befassenden Arbeiten dargestellte. Diese Tatsache ist wohl den besonderen anatomischen Verhältnissen zuzuschreiben, die ein Freipräparieren des Darmkanals so außerordentlich erschweren. Um so auffallender erscheint es jedoch, daß die schon 1856 erschienene Arbeit Langers den Darmverlauf richtig angibt. Im übrigen möchte ich auf die eingehende Arbeit von F. Gutheil verweisen. Eine richtige Darstellung geben auch die Abbildungen 1, 7 und 8, wo auch die Bezeichnungen der einzelnen Darmabschnitte angeführt sind.

Die allgemeine Ausbildung des Blutgefäßsystems von *Anodonta* kann wohl als die bei den Eulamellibranchiaten typische Form angesehen werden. Bekanntlich unterscheiden sich diese von den drei übrigen Gruppen der Lamellibranchier (vgl. Lang, vgl. Anatomie der wirbellosen Tiere) außer durch den Bau der Kiemen, der Größe und Zahl der Adductoren auch noch durch eine weitere für uns wichtige Eigenschaft: die Lage des Herzens zum Darm. Während z. B. bei vielen Protobranchieren (Nuculiden) das Herz dorsal des Darmes liegt, bei einigen Filibranchieren (Arciden) in zwei Herzen gespalten ist und sich schließlich bei den Pseudolamellibranchiern (Pectiniden) vielfach ventral des Darmes findet, ist es bei den Eulamellibranchiern mit einer Ausnahme (*Teredo*) vom Darm durchbohrt. Da nun die erstgenannten Gruppen in den bezeichnenden Merkmalen als Primitivformen erscheinen, die Eulamellibranchiaten dagegen als

höher entwickelte Stufen, so kann man dies Verhalten wohl als sekundär ansehen. Jedoch ist auch die andre Ansicht, daß die Durchbohrung des Herzens vom Enddarm als Primärzustand aufzufassen sei, die suprarectale und subrectale Lage dagegen als sekundär, nicht von der Hand zu weisen, zeigen doch in derselben altertümlichen Gattung die einzelnen Arten verschiedenes Verhalten (Nucula nucleus Herz über dem Enddarm, Nucula proxima vom Enddarm durchbohrt). Wir haben bei *Anodonta* also ein typisches Eulamellibranchiatenherz: dorsalwärts in der Medianebene gelegen, wird es mit den zwei Vorhöfen vom Pericard eingeschlossen und vom Enddarm durchbohrt.

Dieser Lage entsprechend sondert sich nach vorn dorsal vom Darm die vordere Aorta (Fig. 1 *ao.ant*) noch im Pericard (*pe*) ab und zieht als großer Aortenbogen anfangs ziemlich dicht unter der Körperoberfläche in der Medianlinie entlang. Jedoch noch im Bereiche der Pericardialdrüse, die sich durch ihre braune Farbe von dem umgebenden Gewebe deutlich abhebt, biegt sie aus der Mittelebene nach rechts heraus, senkt sich zwischen die einzelnen Leberlappen und vollzieht oberhalb des Oesophagus ihre erste Teilung. Es entstehen hierbei die Eingeweidearterie (Art. visceralis, Fig. 1 *art.visc.*) und die vereinigte Fuß- und Mantelarterie (Art. pedalis et pallialis communis). Die Visceralarterie führt unterhalb des Magens (*ma*) und am Anfangsteil des Kristallstieldarmes (*K.d.*) entlang, um an der Stelle, wo eine Verbindungslinie der oberen Darmschlinge *A* nach der unteren *B* den Anfangsdarm schneidet, sich zu gabeln. Ein Ast überschreitet den Darm, um an dessen Dorsalseite weiterzulaufen, während der andre die ursprüngliche Richtung beibehält. Beide verästeln sich in verschiedenster Weise auf den Darmschlingen. Die vereinigte Fuß- und Mantelarterie teilt sich nach kurzem Laufe wiederum. Die eigentliche Fußarterie (Art. pedalis) behält die ursprüngliche Richtung bei bis zur sogenannten Muskelhaube des Fußes (*mu*), in deren oberen Teil sie unter Abgabe zahlreicher kleinerer Arterien in nach unten convexem Bogen verläuft. Der andre Ast, die Art. pallialis, (*art.pall.*), teilt sich, der Bilateralsymmetrie des Tieres entsprechend, an der Rückseite des vorderen Adductors (*add.ant.*) oberhalb des Oesophagus nochmals in ein rechtes und ein linkes Gefäß. Von diesen Gefäßen nehmen auch die Mundlappenarterien ihren Ursprung (Art. tentaculares, Fig. 1 *art.tent.*).

Die hintere Aorta entspringt aus dem Herzen an der Ventralseite des Darmes und führt ein Stück unter dem Enddarm (*ed*) entlang. Auch sie teilt sich in zwei gleichstarke Gefäße, die lateral des

Darmes durch den Spalt der hinteren Retractoren (*retr.post.*) verlaufen, sich dann nach oben biegen und ihren Weg über den hinteren Schließmuskel (*add.post.*) hinweg nehmen. An dieser Stelle befinden sie sich schon in den beiden hinteren Mantellappen. Auf ihrem weiteren Ver-

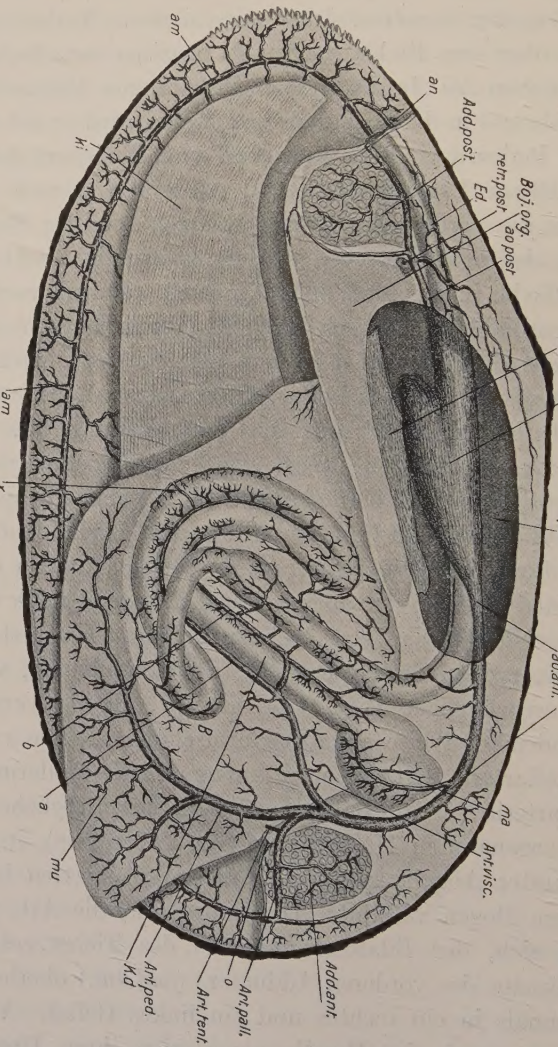


Fig. 1.

Gesamtübersicht über das arterielle Gefäßsystem von *Anodonta cellensis* Schröt. Der rechte Mantellappen ist fortgenommen und das Pericard geöffnet. *pe*, Pericardialraum; *he*, Herz; *vh*, Vorhöfe; *ed*, Enddarm; *ma*, Magen; *kd*, Kristallstieldarm; *add.ant*, vorderer Schließmuskel; *mu*, Muskelhaube des Fußes; *add.post*, hinterer Schließmuskel; *retr.post*, hinterer Retractor; *Boj.org*, Bojanussches Organ; *an*, After; *o*, Mund; *ao.ant*, vordere Aorta; *ar.post*, hintere Aorta; *Art.visc*, Visceralarterie; *Art.ped*, Pedalarterie; *Art.pall*, Mantelarterie; *Art.tent*, Anfangsstück der Mundlappenarterie; *am*, Kranzarterie des Mantels; *a* und *b*, die beiden Hauptäste der Visceralarterie; *x*, ein den Darm überschneidendes Gefäß.

laufe am Mantelrande entlang vereinigen sie sich mit den aus der vorderen Aorta stammenden Mantelarterien und bilden so das »Kranzgefäß« des Mantels, die Art. coronaria pallii (*a.m.*).

Die so durch die beiden Aorten in den Körper überführte Blut-

flüssigkeit wird nun von den Lacunen aufgenommen, endothellosen miteinander anastomosierenden Bluträumen, aus denen sie von den Venen zurückgeleitet wird. Diese vereinigen sich in der Gegend der obersten Darmschlinge und bilden ein median unter dem Pericardialraum zwischen dem rechten und linken Bojanusschen Organ liegendes großes Sammelrohr, den Sinus venosus. Aus diesem, an seinem vorderen Ende durch die bekannte Kebersche Klappe, an seinem hinteren Ende durch lacunäres Bindegewebe geschlossenen Gefäß, strömt der größere Teil des Blutes durch viele kleine Öffnungen in die Lacunen des Bojanusschen Organs, das ja die Funktion einer Niere hat. Es sammelt sich wieder in den zuführenden Kiemengefäßen (Art. branchiales), um durch eine Reihe kleinerer Gefäße in die Kiemen verteilt zu werden. Nach erfolgter Sauerstoffaufnahme sammelt sich die Blutflüssigkeit wiederum in größeren Gefäßen, den Kiemenvenen (Ven. branchiales) und gelangt aus diesen in die Vorhöfe des Herzens, so daß jetzt der Kreislauf von neuem beginnen kann.

Wenn dieser eben geschilderte Kreislauf auch von der Hauptmenge des Blutes eingeschlagen wird, so existieren jedoch noch zwei Modifikationen, oder, wenn man so sagen darf, zwei Abkürzungen dieses Weges. Einmal wird das Blut, das durch die Mantelarterien in den centralen Teil des Mantels gelangt, direkt wieder in den Vorhof geleitet, also unter Umgehung des Bojanusschen Organs und der Kiemen, und zweitens tritt ein kleinerer Teil der Blutflüssigkeit aus dem Sinus venosus durch die obere Wand der Vorhöfe des Bojanusschen Organs unter Umgehung der Kiemen direkt in den Vorhof über. Das Herz führt also kein rein arterielles Blut, sondern gemischtes Blut. Weshalb diese eigentümlichen Abweichungen von dem eigentlichen Kreislauf nötig sind, wird weiter unten in dem Abschnitt über Schwellung des Fußes zur Sprache kommen. Ebenso wird dort ein dritter, aber unbedeutender Nebenkreislauf erwähnt werden.

IV. Das arterielle Gefäßsystem.

A. Gefäße im Bereich der vorderen Aorta (Aorta anterior).

1. Lage von Herz, Vorhöfen, Aorten und Enddarm im Pericard.

Ehe wir zur eingehenderen Beschreibung der einzelnen Teile des Gefäßsystems übergehen, müssen noch einige Worte gesagt werden über die Lage des Herzens, der Vorhöfe, der Aorten und des Enddarmes im Pericard.

Trotzdem das Herz nicht in dieser Arbeit behandelt werden soll, ist es doch unbedingt notwendig, seinen Bau und seine Lage wenig-

stens in groben Zügen zu schildern und zwar nicht nur, weil es ein Teil des Gefäßsystems ist, sondern auch wegen seiner genaueren Abgrenzung von den Aorten. Wie schon gesagt, wird das Herz von *Anodonta* vom Enddarm durchbohrt und zwar derart, daß der Darm vorn ventral eintritt, durch das Herz hindurchzieht und hinten dorsal wieder heraustritt, also eine gegen die Horizontalebene geneigte Lage hat. Diesem Verlauf des Darmes im Herzen entspricht auch sein Verlauf durch den Pericardialraum.

Befindet sich der Ventrikel in Diastole, so erkennt man leicht, daß seine Form von oben gesehen die eines gleichschenkeligen Dreiecks ist, dessen Spitze nach vorn zu gerichtet ist. Ventralwärts stülpen sich die zwei Basalecken des Dreiecks ein wenig aus. Diese beiden Ventrikelzipfel sind auch in der Systole deutlich zu erkennen. Seitlich, etwas nach der Ventralseite verschoben, setzen sich rechts und links die beiden Vorhöfe an. Sie erscheinen als dünne, durchscheinende Säckchen von etwa trapezoëdrischer Form und sind mit ihrer breiten Basis an der Wand des Pericardialraumes angeheftet.

Die Form und die Ausdehnung des Herzens und seiner Vorhöfe ist je nach dem Stadium der Kontraktion sehr verschieden. Indessen geben die Abbildungen, wie sie bisher in den verschiedensten Arbeiten und Lehrbüchern erschienen sind, keinen richtigen Begriff davon. Sie alle stellen nur den Zustand des Herzens nach dem Tode dar und nicht, wie dies der Fall sein sollte, während des Lebens. Auch die kräftigste Systole zeigt nie ein derartiges Bild wie uns der geöffnete Pericardialraum einer toten Muschel darbietet. Schon Willem und Minne wiesen auf diesen Punkt hin, wie auch sie die erste richtige bildliche Darstellung der betreffenden Verhältnisse geben. Über die Ausdehnung des Ventrikels und der Atrien im Pericardialraum findet sich bei den genannten Autoren folgende Bemerkung: «Ce qu'il importe de remarquer c'est que, durant la pulsation cardiaque, il y a balancement entre les volumes respectivs du ventricule et des oreillettes, de telle manière que ces trois organes remplissent constamment la cavité péricardique», ein Umstand, der ebenfalls bis dahin noch nicht genügend betont wurde, den ich aber vollständig bestätigen kann.

Öffnet man den Ventrikel von der Rückseite her und nimmt den frei darinliegenden Darm heraus, so stellt sich das Innere als ein vielverzweigtes Netz von Muskelfasern dar. Ungefähr in der Mitte der Längserstreckung des Herzens fallen in diesem Geflecht sofort zwei rechts und links von der Mittellinie liegende ovale, fast kreisförmige Gruben auf. Von der Basis dieser Gruben erheben sich zwei

durchsichtige lippenförmige Membranen: die Atrioventricularklappen. Diese Klappen bilden in ihrer Längserstreckung mit der Medianlinie einen nach hinten geöffneten spitzen Winkel. Ihre Länge beträgt ungefähr ein Fünftel von der des ganzen Ventrikels, wenn dieser vom Eintritt bis zum Austritt des Darmes gemessen wird. Da die genaueren Verhältnisse des Herzens in einem andern Zusammenhange zurzeit im hiesigen Institut bearbeitet werden, so kann es hier nicht meine Aufgabe sein, auf alle Einzelheiten einzugehen. Indessen muß ich doch wohl der Verteilung der Muskulatur im großen und ganzen noch einige Worte widmen. Wir können zwei große Muskelsysteme unterscheiden, ein sich von vorn nach hinten und ein sich von rechts nach links erstreckendes. Zwischen beiden Richtungen existieren natürlich auch alle Übergänge, also diagonal gerichtete Muskelbündel. Jedoch heben sich die beiden genannten Systeme besonders markant heraus. Die Muskeln des longitudinalen Systems sind einerseits ventralwärts der Austrittsstelle des Darmes, anderseits ein Stück hinter den Klappen angeheftet. Sie durchziehen frei das Lumen des Herzens, um sich vor den Klappengruben fächerförmig auszubreiten. Das System der transversal verlaufenden Muskelbündel sitzt mit ebenfalls breiter Basis den Seitenwänden des Ventrikels auf, verschmälert sich, um die Gruben der Atrioventricularklappen frei zu lassen. Es bildet mit den longitudinalen Muskeln ein dichtes Geflecht von Muskelfasern. Wie schon Bergh hervorhob, durchziehen die meisten Muskelbündel frei, ohne Epithelumhüllung, den Ventrikel.

Im Gegensatz zur Herzkammer, die wegen ihrer starken Muskulatur nur in der Diastole durchscheinend wird, gleichen die Vorhöfe auch in der Systole dünnen Säckchen, da sie im Verhältnis nur wenig Muskeln besitzen. Im Innern befinden sich an ihrer Basis eine Reihe von Öffnungen verschiedener Größe, die in die Kiemenvenen führen.

Noch im Pericardialraum sondert sich deutlich, wie auch schon die Abbildungen von Willem erkennen lassen, die vordere Aorta vom Ventrikel ab und liegt dorsal dem Enddarm auf. Daß wir es hier schon mit der Aorta und nicht mehr mit einem Zipfel des Herzens etwa zu tun haben, ergibt sich schon daraus, daß die Kontraktionsbewegungen des Ventrikels nur bis zu dem Punkte vorwärts schreiten, wo das Herzlumen den Darm noch vollständig umschließt. Die Grenz- und Anheftungslinie zwischen Gefäß und Darm verläuft an dieser Stelle schräg nach oben und vorn am Darmkanal empor, so daß schließlich dorsal vom Darm ein im Querschnitt convex-concaves bis ovales Gefäß entlang zieht. Die vordere Aorta sondert sich also noch im

Pericard deutlich vom Herzen ab. Bei ihrem Austritt aus dem Herzbeutel bildet die Aorta eine kleine Anschwellung, deren größter Durchmesser genau an der Durchtrittsstelle liegt. In dieser sinuösen Ausweitung liegt die vordere Aortenklappe.

Im Gegensatz zur vorderen Aorta fällt bei der hinteren Aorta Austrittsstelle aus dem Herzen und Austrittsstelle aus dem Pericard nahezu zusammen. Da diese Verhältnisse jedoch eng mit dem Bau der hinteren Aortenklappe zusammenhängen, so soll auf sie erst bei deren Beschreibung eingegangen werden.

2. Die vordere Aortenklappe.

Die Existenz von Klappen an den Aorten der Lamellibranchiaten ist zum erstenmal von Garner behauptet worden, der sie bei Pecten nachwies. Jedoch beschränkt er sich auf die wenigen Worte: "Valves also exist at the origin of the aortae", ohne auf Zahl und Form näher einzugehen. Seine Angaben wurden bestätigt wenige Jahre später durch Deshayes, der sie bei *Teredo* feststellte. Auch die schöne Arbeit von Sabatier über *Mytilus* stellt halbmondförmige Klappen und zwar mehrere dicht an der Ursprungsstelle der Aorta fest. Dogiel beschreibt die betreffenden Verhältnisse bei *Pecten maximus* folgendermaßen: »Aus dem Ventrikel entspringt in der Richtung zur Leber und zum Magen ein großes Gefäß (vordere Aorta), das sich in drei Zweige teilt. Von der andern Seite entspringt aus demselben Ventrikel in entgegengesetzter Richtung parallel dem Mastdarm ein zweites Gefäß (hintere Aorta). In der Nähe der Ursprungsstelle der beiden Gefäße bemerkt man Sphincteren, die aus ringförmig angeordneten muskulösen Elementen bestehen, und deren Kontraktion die Gefäßlumina zum Verschwinden bringt.« Diesen immerhin mehr gelegentlichen Beobachtungen folgen nun eingehendere von Rankin, Ménégaux und Grobben. Rankin kannte schon den Bau und die Form der vorderen Aortenklappe ziemlich genau, wie aus folgenden Worten hervorgeht: »Ungefähr an der Anfangsstelle der vorderen Aorta befindet sich eine Taschenklappe, welche das Blut vom, aber nicht zum Herzen strömen läßt. Vor dieser Klappe ist eine Erweiterung der Aorta, welche eine Art Sinus bildet.« Zu ganz ähnlichen Feststellungen kommt auch Ménégaux, der die Klappe bei *Avicula*, *Pinna*, *Arca*, *Pectunculus*, *Pecten*, *Ostrea*, *Chama*, *Teredo*, *Lithodomus* an der vorderen Aorta fand, und zwar ebenfalls an einer sinusartigen Anschwellung. Die genaueste Darstellung liefert jedoch Grobben, mit dessen Angaben sich meine Beobachtungen vollkommen decken.

Wie schon die älteren Autoren fanden, bildet die vordere Aorta an der Stelle, wo der Enddarm in einem Bogen in den Pericardialraum eintritt, eine, wie sich Grobben ausdrückt, bulböse Anschwellung (Fig. 2). Ihr größter Durchmesser fällt mit der Begrenzung des Pericards zusammen. Öffnet man diesen »Sinus« von der Dorsalseite her, so erkennt man an seiner Basis eine dünne, durchsichtige Membran. Diese ist an ihrem hinteren Ende an der Ventralseite der Aorta angeheftet und steigt, an den Seitenwänden befestigt, allmählich

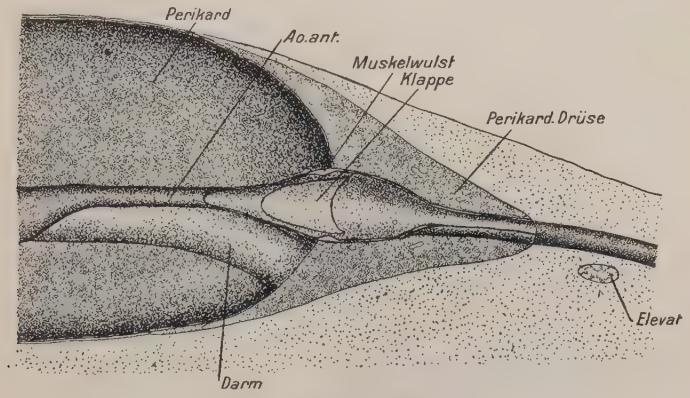


Fig. 2.

Vordere Aortenklappe von der Dorsalseite her geöffnet. *Ao.ant*, vordere Aorta; *Klappe*, Membran als Klappe funktionierend; *Elevat*, Elevator des Fußes.

nach vorn zu in die Höhe. An ihrem freien Vorderrand ist sie etwas nach hinten zu eingebuchtet. Diese Befestigungsweise der Klappe zeigt sofort, daß sie dazu bestimmt ist, Rückströmungen des Blutes in das Herz wie sie bei heftigen Kontraktionen des Fußes leicht eintreten könnten, zu verhindern. Unterstützt wird die Klappe in ihrer Wirkung noch durch an der Dorsalseite querverlaufende Muskelfasern, die im Längsschnittt als Muskelwulst sichtbar werden, und bei ihrer Kontraktion die obere Aortenwand gegen den freien Rand der Semilunarklappe andrücken. Dieser Muskelwulst ist ebenfalls zuerst von Grobben bemerkt worden, während ihn die früheren Beobachter (Rankin, Ménégaux) übersahen.

3. Der große Aortenbogen.

Noch in der bulbösen Anschwellung befinden sich eine Reihe von Öffnungen, die in kleine Gefäße führen; sie dienen dazu das umliegende Bindegewebe und einen Teil des rotbraunen Organes, Grobbens

Pericardialdrüse, mit Blut zu versorgen. Rankin gibt ihre Zahl auf sieben an, doch wechselt sie stark. Konstanter dagegen ist ein von den übrigen sich schon durch seine Größe hervorhebender Ast, der an die obere Darmschlinge tritt. Zwar wechselt auch er seine Ansatzstelle, wie schon Langer hervorhob, so daß er bald rechts, bald links, bald weiter vor, bald zurück seinen Ursprung nimmt. In Fig. 3 zweigt er an der linken Seite der Aorta ab und verläuft in leicht geschwungenem Bogen bis an die innere Concavseite des Darmes. Während bis zu dieser

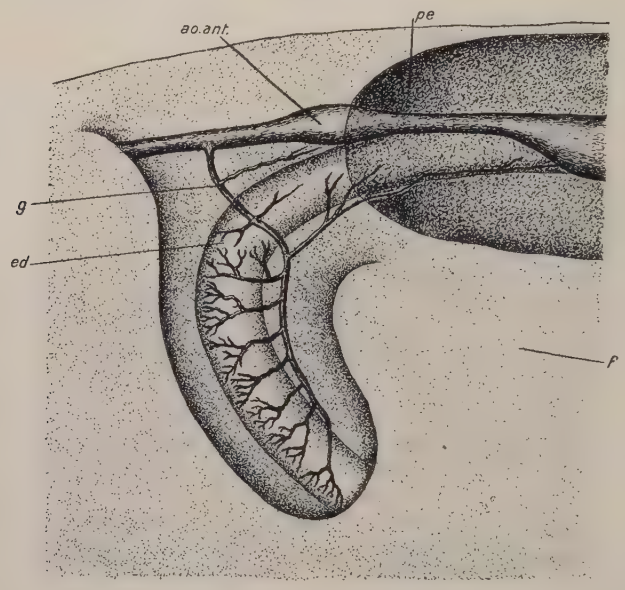


Fig. 3.

Gefäßverteilung an der beim Übertritt des Darmes aus dem Fuß in den Pericardialraum hinein gebildeten Darmschlinge. *Ao.ant*, vordere Aorta; *pe*, Pericardialraum; *ed*, Enddarm; *f*, Fuß; *g*, Gefäß an den Enddarm.

Stelle nur einige kleine, besonders das Bindegewebe versorgende Äste abgegeben sind, sendet er jetzt ein stärkeres Gefäß an der ventralen Seite nach rückwärts. Dieses tritt bald in die Typhlosolis ein und ist in dieser bei gut gelungenen Injektionen bis ins Herz hinein zu verfolgen. Querschnitte durch das Herz, besonders durch dessen vorderen Teil, lassen dies Gefäß in der Typhlosolis deutlich erkennen. Die Hauptmenge des Blutes strömt jedoch weiter nach unten und verteilt sich in sechs bis acht Ästen an den Darm.

Im weiteren Verlauf des Aortenbogens sondert sich nach beiden

Seiten eine Reihe von größeren und kleineren Gefäßen ab, die an verschiedene Organe herantreten, wie Leber, Magen und Mantelrand.

Das auffälligste von diesen Gefäßen ist die Magenarterie (Fig. 4 *a*). Sie zweigt sich konstant an der innersten Stelle des concaven Aortenbogens ab und verläuft auf der hier bis dicht an die Oberfläche reichenden Magenwand (Fig. 5). Ähnlich wie die Aorta bildet sie einen nach vorn zu convexen Bogen. Ihre Hauptverästelungen befinden sich nach auswärts, wenn auch einige wenige Gefäße an der Innenseite

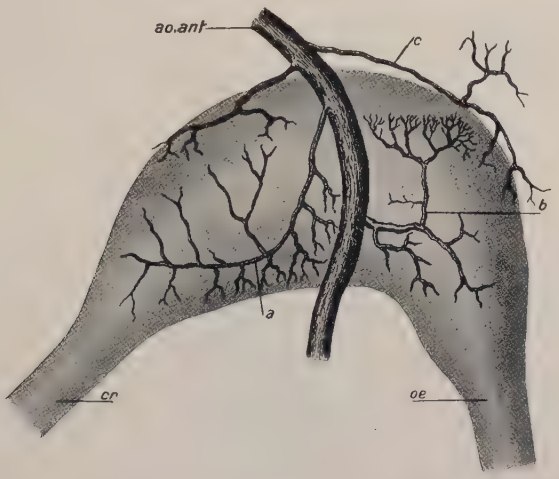


Fig. 4.

Gefäßverteilung am Magen, dieser ist schräg von vorn gesehen und das Bindegewebe der Rückseite hochgezogen gedacht. *Ao ant*, vordere Aorta; *a*, Hauptblutgefäß des Magens; *b*, dendritisch verzweigtes vorderes Magengefäß; *c*, Gefäß der Rückseite des Magens; *oe*, Oesophagus; *cr*, Kristallstieldarm.

sich bilden, um sich teilweise in der Mitteldarmdrüse zu verlieren. Daß die kleineren Seitengefäße dieser Magenarterie, wie sich Langer ausdrückt, sich dichotomisch zerteilen, ist durchaus nicht immer der Fall, wenn auch sehr häufig. Ist ihre Form so, wie Fig. 4 *a* angibt, dann ist allerdings eins oder mehrere der drei andern auf dieser Abbildung sichtbaren Magengefäße dichotomisch verästelt, in diesem Falle die rechte untere *b*.

Außer den soeben beschriebenen Magenarterien *a* und *b* treten jedoch noch einige andre kleinere Arterienästchen an dieses Organ heran, so daß zusammen ihre Zahl etwa vier bis fünf beträgt. Dieses Zahlenverhältnis ist jedoch schwankend. Die Bildung und Verzweigung der Magenarterien steht in engem Zusammenhange mit dem morphologischen Bau des Magens selbst. Um die Gefäße nicht zu sehr

zu verletzen, ist von einer genaueren Freilegung der äußeren Form des Magens Abstand genommen, das Bindegewebe also besonders in den Falten nicht entfernt worden. Soviel ist jedoch schon aus einem Vergleich dieser Fig. 4 mit den Fig. 3 und 4 der Gutheilschen Arbeit ersichtlich, daß die große dorsale Magenfalte durch die Arterien *b* und *c* mit Blut versorgt wird.

Zur Erklärung von Fig. 4 wäre vielleicht noch hinzuzufügen, daß der mit *c* bezeichnete Zweig in seiner Haupterstreckung sich eigentlich

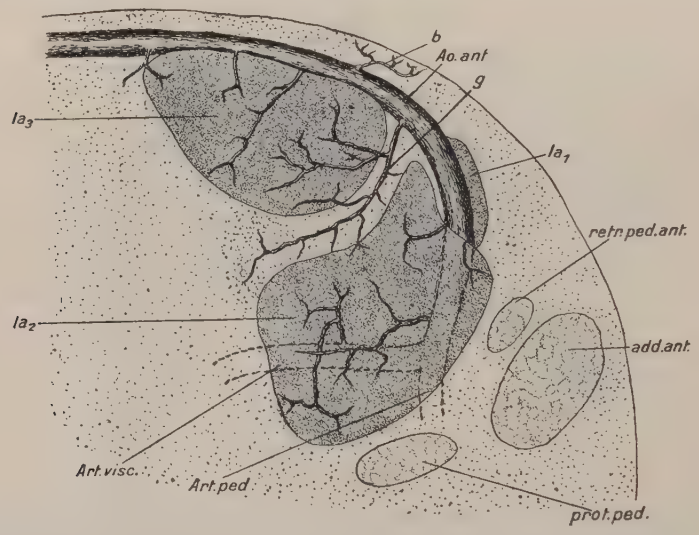


Fig. 5.

Die Arterien der Mitteldarmdrüse, von rechts gesehen. *add.ant*, vorderer Schließmuskel; *prot.ped*, Protractor des Fußes; *retr.ped.ant*, Retractor des Fußes; la_1, la_2, la_3, die drei Leberlappen; *ao.ant*, vordere Aorta; *art visc.*, Visceralarterie; *art.ped*, vereinigte Fuß und Mantelarterie; *b*, Mantelrandarterie; *g*, Hauptmagengefäß.

auf der linken, also dem Beschauer abgewandten Seite des Magens befindet, und deshalb das den Magen umgebende Bindegewebe der Rückseite als hochgezogen zu denken ist, um dies Gefäß sichtbar zu machen. Auf die weitere Verteilung der arteriellen Gefäße in der Magenwand soll weiter unten genauer eingegangen werden.

Die Leber, oder besser gesagt, die Mitteldarmdrüse von *Anodonta* setzt sich nach Gutheil aus drei Teilen zusammen, deren Anordnung Fig. 5 und 6 zeigen. Auf der rechten Seite (Fig. 5) existiert demnach ventral vom Magen ein größerer Leberlappen (la_2) dorsal ein weiterer (la_3). Der dritte Leberlappen greift dagegen nur mit einem kleinen Teil (la_1) über die Medianlinie herüber, ist dagegen in seiner Haupt-

ausdehnung in Fig. 6 la_1 deutlich zu erkennen. Indessen gehört der obere Teil der auf dieser Figur anscheinend einheitlichen Lebermasse dem mit la_3 bezeichneten Lappen an. Die Trennung dieser drei Lappen dokumentiert sich nach GUTHEIL schon durch die drei Leberöffnungen, durch die sie, voneinander getrennt, ihr Secret in den Magen hinein entleeren.

Der dorsale Leberlappen la_3 wird nun ausschließlich mit Gefäßen des Aortenstammes selbst versorgt. Besonders auf der linken Seite

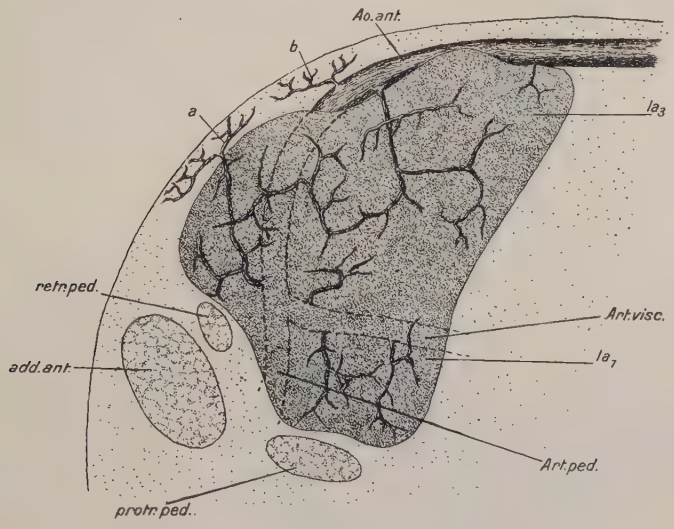


Fig. 6.

Die Arterien der Mitteldarmdrüse von links gesehen. Bezeichnungen wie bei Fig. 5. Dazu *a*, kleines Gefäß, das nach Durchqueren der Leber sich im Mantelrand verteilt.

(Fig. 6) entwickelt sich häufig eine größere Arterie. Der ventrale Teil der Mitteldarmdrüse (la_2) wird sowohl von der Aorta als auch von der Visceralarterie mit Blut versehen. Ein ähnliches Verhalten zeigt auch der größte Leberlappen la_1. Auf Schnitten sowohl als auch bei gut gelungenen Injektionen läßt sich ein äußerst dichtes Lacunensystem feststellen, in das sich das Blut aus den Arterien ergießt. Bei der Beschreibung der Lebervenen werden wir hierauf noch zu sprechen kommen.

Erwähnenswert wäre noch, daß häufig einige der kleinen Leberarterien aus diesem Organ heraustreten und sich im vorderen Mantelrand verbreiten (*a*). Auch schon oberhalb der Leber können in den Mantelrand Abzweigungen der Aorta eintreten. Ihre Form wie ihre Zahl ist jedoch sehr variabel.

4. Die Visceralarterie (Art. visceralis).

Nachdem ich schon oben in dem Abschnitt über die allgemeine Topographie des Gefäßsystems einige Worte über die bisher üblichen Abbildungen des Darmkanals von *Anodonta* gesagt habe, möchte ich erst hier eine für das Verständnis des Verlaufs der Visceralarterie unbedingt notwendige Beschreibung des Darmes geben.

Unter dem vorderen Schließmuskel befindet sich als ein querovaler Spalt die Mundöffnung. Von ihr steigt ziemlich steil nach oben der Oesophagus, um sich nach kurzem Laufe zum Magen zu erweitern. Fast im rechten Winkel zum Verlauf des Oesophagus verläßt nun der Anfangsdarm, seiner Nebenfunktion nach auch Kristallstieldarm genannt, den Magen. Er biegt jedoch bald nach oben um und erreicht fast wieder die Höhe des Magens. An dieser mit *A* bezeichneten Stelle befindet sich ein scharfer Knick, von dem ab sein Verlauf nahezu entgegengesetzt wird. Als Dünndarm bezeichnet, erstreckt sich er sich bis ungefähr ventralwärts des unteren Leberlappens, um mittels einer Überschneidung bei *B* noch einmal rückläufig zu werden und den Kristallstieldarm zu überkreuzen. Gleich hinter diesem Kreuzungspunkt beginnt mit einer Verdickung der Enddarm. Allmählich wieder in die normale Größe des Darmes übergehend, verläuft er anfangs dem Kristallstieldarm parallel, biegt dann aber etwas oberhalb des Magens fast rechtwinklig um. Jetzt durchbohrt er Pericardialraum und Herz und endet, etwas dorsal auf der Rückseite des hinteren Adductors mittels einer Papille.

Dieser Verlauf des Darmes ist, wie auch schon oben gesagt, als durchaus konstant zu bezeichnen und weder Gutheil noch ich konnten jemals eine von dieser Norm abweichende Ausbildung finden. Ganz besonders hat sich auch bei jedem Exemplar die Überschneidung bei *B* und das Fehlen einer solchen bei *A* immer feststellen lassen.

Die Teilung der vorderen Aorta geschieht unterhalb des Magens, aber noch über dem Oesophagus. Während die vereinigte Fuß- und Mantelarterie die ursprüngliche Richtung beibehält, verläuft die Visceralarterie ventral des Magens ziemlich wagerecht nach hinten, also senkrecht zur Aorta (Fig. 1, 7 und 8).

Am Anfangsteil des Kristallstieldarmes biegt sie diesem parallel nach unten um. Gleich darauf tritt eine Teilung ein in zwei ziemlich gleichstarke Äste, deren einen man als die direkte Fortsetzung der ursprünglichen Visceralarterie bezeichnen kann (*a*), während der andre

(*b*) über den Darm hinweg und auf dessen dorsaler Seite dem Gefäß *a* parallel entlang zieht.

Diese Teilung und die daraus resultierenden Gefäße sind noch als konstant anzusehen, während von jetzt ab wechselnde Verhältnisse

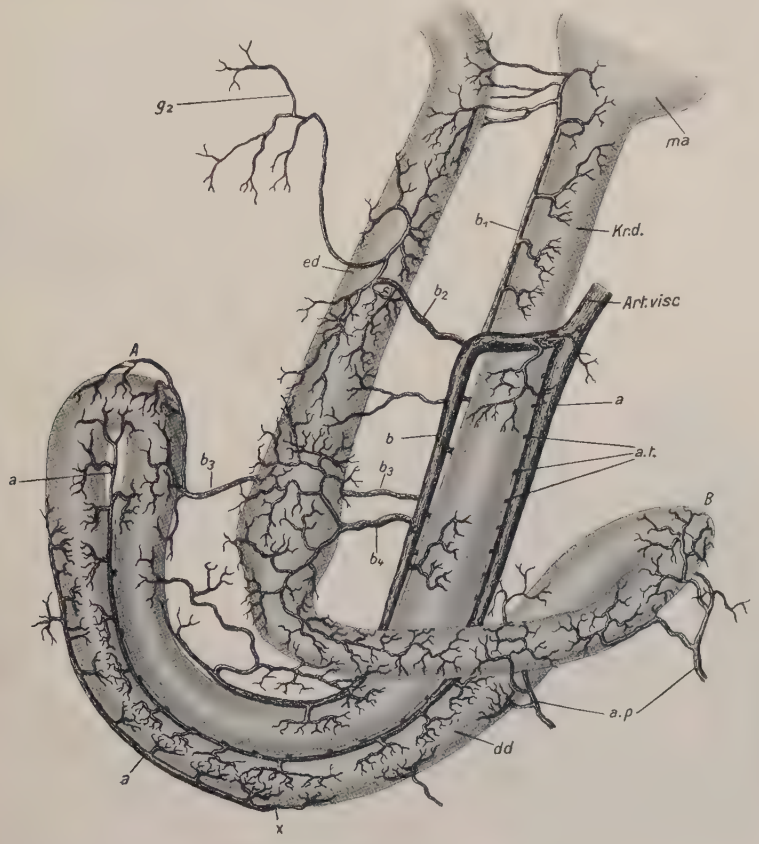


Fig. 7.

Gefäßverteilung am Darmkanal vom Magen bis zu seinem Eintritt ins Pericard. *ma*, Magen, *krd*, Kristallstieldarm; *dd*, Dünndarm; *ed*, Enddarm; *art.visc*, Visceralarterie; *a* und *b*, die Endäste der Visceralarterie; b_1—b_4, Seitengefäße von *b*, a_1 von *a*; *X*, das Verbindungsglied zwischen a_1 und *a*; *at*, kleine, sich in der Typhlosolis verteilende Gefäße; *a.p*, kleine Arterien, die aus der Art. pedalis entspringen (in Fig. 8 *ad*); *g*, Gefäße für Geschlechtsorgane.

eintreten. Um auch nur einen ungefähren Begriff von der Variationsbreite dieser Gefäßverteilung geben zu können, erschien es zweckentsprechend, mehrere Abbildungen dazu heranzuziehen. Außer den beiden speziell den Strombezirk der Visceralarterie darstellenden Fig. 7 und 8 diene hierzu auch noch die Übersichtsfig. 1.

Vor der Gabelung zweigen sich außer den schon genannten Leberarterien noch einige andre Gefäße (*g*) ab, die die Geschlechtsdrüsen mit Blut zu versehen haben. Diese kleinen Gefäße sind bei guten Injektionen in ihren Ausläufern sehr häufig an der Oberfläche des Fußes sichtbar, wie auch LANGER schon gefunden hatte. Auch an den Anfangsteil des Kristallstieldarmes können einige kleinere Gefäße herantreten.

Fig. 8.
Wie Fig. 7.

Nach der Teilung läuft der mit *a* bezeichnete Hauptast der Art. visceralis an der Ventralseite des Kristallstieldarmes entlang bis zu jenem scharfen Knick *A*, wo der Dünndarm beginnt. Diese Arterie ist indessen bei normal gelagertem Darm nicht sichtbar, sondern die Schlingen müssen ziemlich stark auseinandergezogen werden, Verhältnisse, wie sie auch die Fig. 1, 7 und 8 zeigen. Nur so sind auch

die Abzweigungsstellen einer großen Anzahl von kleineren Arterien (*a.t.*) erkennbar, die sich in seltsamer aber immer wiederkehrender charakteristischer Weise in der Typhlosolis des Kristallstieldarmes verästeln. Da diese äußerst interessanten Verhältnisse jedoch in einem besonderen Abschnitt behandelt werden sollen, will ich hier nicht näher darauf eingehen. Auch nach der andern Seite hin werden an den Dünndarm viele kleinere Gefäße abgegeben, die in ihrer feineren Verästelung ein recht zierliches Bild zeigen. Dem Mangel einer Typhlosolis am Dünndarm entsprechend, sind diese Nebenarterien jedoch schon an der Oberfläche des Darmes zu erkennen. Außerdem zweigt sich von dieser Arterie (*a*) ein größeres Gefäß (a_1) ab, welches einen Teil des Dünndarmes von der ventralen Seite her mit arteriellem Blut versieht. Die Art und Weise dieser Abzweigung ist wiederum nicht konstant. Das mit *X* bezeichnete Verbindungsstück kann sowohl über (Fig. 1) als auch unter dem Darm liegen (Fig. 7 u. 8). Das erste Verhalten wurde von Langer als das normale angegeben und scheint es auch in den meisten Fällen zu sein. Die Gefäße für den Dünndarm an seiner Überschneidungsstelle gehen von der Pedalarterie aus, weshalb ihre Beschreibung am besten wohl auch mit einer Beschreibung dieses Gefäßes verknüpft werden kann.

Der andre, bei der Teilung der Visceralarterie entstandene große Ast *b* entsendet sofort nach dem Wiederumbiegen in die ursprüngliche Richtung in den meisten Fällen ein Gefäß in der Richtung auf den Magen zu (b_1 in Fig. 1 u. 7). Die Verteilung auf dem Kristallstieldarm geschieht wieder in der schon vom Dünndarm her bekannten zierlichen Weise. Weiterhin zweigen sich noch eine Reihe von Gefäßen für den Enddarm ab. An der Umbiegungsstelle des größeren Gefäßes *b* bildet sich nahe dem Ursprung von b_1 ziemlich konstant ein zweites Gefäß b_2, das zum Enddarm hinführt (Fig. 1 u. 7). Diese beiden eben genannten Darmarterien stehen nun in einem derartigen Verhältnis zueinander, daß eines ganz oder teilweise obliterieren kann, seine Funktion aber dann von dem andern mit übernommen wird. Von den drei Abbildungen zeigt Fig. 7 ungefähr gleichstarke Ausbildung der beiden Arterien, Fig. 1 ein teilweises Obliterieren von b_2 und Fig. 8 ein Verschmelzen von b_1 und b_2 zu einem gemeinsamen Gefäß. Größere Ausläufer von b_1 verteilen sich häufig noch in dem oberen Teil der Geschlechtsorgane (g_2).

Das dritte, sich von der stärkeren Arterie *b* abzweigende Gefäß b_3 hat einen ganz eigenartigen Verlauf. Es unterkreuzt nämlich den Enddarm, ohne im allgemeinen Seitenäste an diesen abzugeben, und

strebt der Schlinge *A* des Darmkanales zu. Hier erst tritt eine ausgiebige Zerteilung ein, wobei auch die angrenzenden Gewebe der Gonaden versehen werden. Dieser Fall tritt besonders dann ein, wenn das Gefäß b_2 seinen Strombezirk nicht weit genug ausgedehnt hat, wie es z. B. Fig. 1 zeigt. Entstehen jedoch bei der Unterkreuzung des Enddarmes kleine Arterien, so führen sie nur in die hier dorsal des Darmes liegende Typhlosolis (Fig. 1). Daß der eben geschilderte Verlauf von b_3 nicht immer einzutreten braucht, zeigt Fig. 8. Bei diesem Tier versorgte das Gefäß b_3 lediglich den Anfangsteil des Enddarmes. Der Übergang vom Kristallstieldarm in den Dünndarm ist in den Strombezirk der Stammarterie *b* eingezogen worden. Die Ursache für diese Erscheinung ist wohl in dem schon oben erwähnten Verschmelzen der Gefäße b_1 und b_2 zu suchen, wodurch eine verminderte Blutzufuhr zum Enddarm hervorgerufen werden mußte.

Als letztes, verhältnismäßig konstantes Gefäß wäre schließlich noch die Arterie b_4 zu nennen, deren Verzweigungen den verdickten Anfangsteil des Enddarmes umspinnen. Unterstützt wird sie hierin noch von Ausläufern der Hauptarterie *b*. Diese verteilen sich besonders an der dorsalen Seite, greifen jedoch manchmal, wie gesagt, auch noch auf das Endstück des Dünndarmes über.

Aus dieser Darstellung ist also schon mit aller Deutlichkeit zu ersehen, daß von einer einigermaßen konstanten normalen Ausbildung des Blutgefäßsystems am Darm von *Anodonta* kaum gesprochen werden kann, daß daher die Bezeichnung jeder Abbildung eines solchen Präparates eigentlich nicht »Blutgefäßsystem von *Anodonta*«, sondern »Blutgefäßsystem einer *Anodonta*« lauten müßte. In noch stärkerem Maße tritt diese Erscheinung der Variabilität der Gefäße, wie wir noch sehen werden, im Strombezirk der hinteren Aorta auf. Dafür, daß diese immerhin beträchtliche Inkonstanz auf eine Differenzierung in männliche und weibliche Tiere zurückgeführt werden könnte, habe ich irgendwelche Anhaltspunkte nicht gefunden.

5. Vereinigte Fuß- und Mantelarterie (Art. pedalis et pallialis communis).

Mit dem Namen der gemeinsamen Fuß- und Mantelarterie bezeichnet man das andre aus der Teilung der vorderen Aorta hervorgehende Hauptgefäß. Während die Visceralarterie rechtwinklig abzweigt, behält diese Arterie die ursprüngliche Richtung bei (Fig. 12). Jedoch schon nach verhältnismäßig kurzem Laufe, während welchem mehrere kleine Seitengefäße sich abzweigen und in den vorderen Retractor eintreten, tritt abermals eine Teilung ein. Wie schon der Name

sagt, entstehen hierbei die Fußarterie und die Mantelarterien, Art. pedalis und Art. palliales. Wegen des engen Zusammenhanges ihres Strombezirkes mit dem der Visceralarterie soll hier zuerst auf die Arteria pedalis näher eingegangen werden.

a. Die Fußarterie (Art. pedalis).

Der Verlauf dieses für die Schwellung des Fußes und damit für die Bewegung der Muscheln so außerordentlich wichtigen Gefäßastes ist ein ziemlich einfacher. Anfänglich noch ganz in der ursprünglichen Richtung der Aorta, nimmt erst nach Erreichung des muskulösen Teiles des Fußes ihr Verlauf die Gestalt eines nach unten convexen Bogens an, der allmählich wieder in die Horizontale übergeht. Trotzdem die Pedalarterie in ihrem Verlauf genau parallel der Grenzlinie zwischen Muskelhaube und Eingeweidesack liegt, befindet sie sich doch ausschließlich immer in dem muskulösen Teil des Fußes. Erklärlich wird dieses Verhalten wohl durch die wichtige Funktion des betreffenden Gefäßes bei der Schwellung. Nach der Fußkante zu, also distalwärts, entwickeln sich mehrere größere Seitengefäße. In ihrer Ausdehnung und Zahl ziemlich stark variabel, sind sie die Ursache für die außerordentlich starke Durchblutung des eigentlichen Fußes. Eins dieser Gefäße hebt sich indessen durch seine Konstanz wie auch durch seine Größe aus der Zahl der übrigen heraus. Es entspringt an der am weitesten nach außen gerichteten Stelle des convexen Bogens (Fig. 9 *a*), und läßt sich bis in die äußerste Fußspitze hinein verfolgen. Schließlich verliert sich auch das Hauptgefäß selbst in dem hinteren Zipfel der Muskelhaube vollständig.

Eine eigenartige, ziemlich weitgehende Übereinstimmung in der äußeren Form zeigt sich bei einem Vergleich des Verlaufs der Blutgefäße mit dem der Nerven. Unter der Stelle, wo sich das größere konstante Gefäß *a* von der Pedalarterie absondert, liegt das Pedalganglion. Auch von diesem geht nach den Untersuchungen von P. Splittstösser parallel der Arterie *a* ein Nervenstrang in die Fußspitze hinein, während andre sich ähnlich den distalwärts zur Fußkante verlaufenden Gefäßen erstrecken.

Nach der Dorsalseite hin entspringen mehrere kleine Gefäße (Fig. 8 g_1), die sich in die Geschlechtsorgane verteilen. Bedeutend wichtiger sind aber die an den Darm herantretenden Gefäße. Konstant in das Stromgebiet der Pedalarterie gehört die Darmüberschneidung bei dem Punkte *B*, wie auch schon Langer gut abbildet und ausdrücklich betont. Gewöhnlich treten ein bis zwei, manchmal aber auch

mehrere Seitenäste der Pedalarterie in die Geschlechtsorgane ein, durchqueren diese, vielfach kleinere Seitenäste abgebend, und verästeln sich hauptsächlich auf der genannten Darmschlinge. Indessen

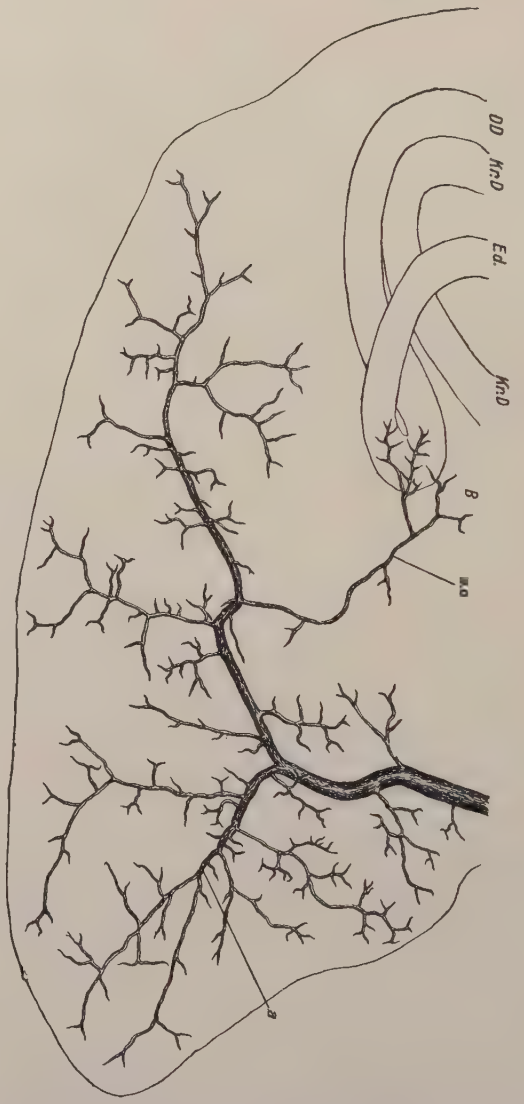


Fig. 9.

Verlauf der Fußarterie im distalen Teil des Fußes. *Kr.D*, Kristallstieldarm; *D.D*, Dünndarm; *E.D*, Enddarm; *a*, starker Seitenast in die Fußspitze; *aa*, kleinere an den Darm tretende Arterien.

kann auch, wie z. B. die Fig. 7 und 8 zeigen, ein großer Teil des Dünndarmes mit in den Bezirk der Arteria pedalis einbezogen werden. Von Interesse ist es vielleicht noch, daß durch Injizieren der Fußarterie es verhältnismäßig leicht gelingt, eine künstliche Schwellung des Fußes

hervorzurufen. In diesem Falle stellen sich die Lacunen, das »Schwellgewebe« Langers, als ein dichtes Netz von miteinander unregelmäßig anastomosierenden Bluträumen dar.

b. Die vordere Mantelarterie (Art. pall. anterior).

Der andre durch Teilung aus der gemeinsamen Fuß- und Mantelarterie entstandene Ast, die Art. pallialis, teilt sich fast unmittelbar darnach in zwei gleich starke Gefäße, die rechte und linke Mantelarterie. Indem ihre Trennung hinter dem vorderen Schließmuskel über dem

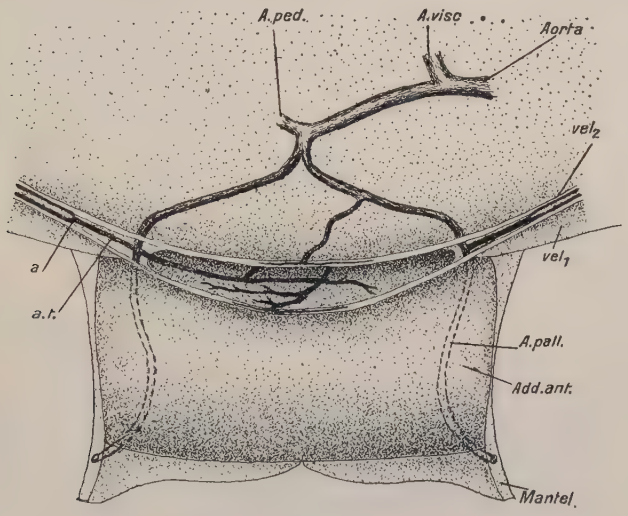


Fig. 10.

Abzweigung der Mantelarterien von der Fußarterie, von der Ventralseite gesehen. *Add.ant*, vorderer Schließmuskel, an seiner Rückseite die Mundöffnung, begrenzt von den beiden Velarleisten vel_1 und vel_2, Mantel, abgeschnitten; *A.visc*, Visceralarterie; *a.ped*, Pedalarterie; *A.pall*, Mantelarterie; *a.t*, Mundlappenarterie, teilt sich bei *a*.

Oesophagus erfolgt, wie es auch Fig. 1, 10 und 12 zeigen, liegen sie vollkommen symmetrisch zur Medianebene des Muschelkörpers.

Die Fig. 10 stellt ein von der Ventralseite her aufpräpariertes Objekt dar. Man sieht hier in die querovale, nach vorn etwas convexe Mundspalte, die durch zwei lippenförmige Wülste oder Leisten begrenzt wird. Diese »Lippen« bilden die Fortsetzungen der beiden auf jeder Seite befindlichen Velarlappen (vgl. Fig. 2 bei Gutheil). Reiches Bindegewebe zwischen den Velarfalten schließt die Mundöffnung seitwärts ab. Die Mantelgefäße treten nun rechts und links dicht an die Mundwinkel heran, biegen sich dann leicht nach oben und treten gleichzeitig in die Muskelmasse des vorderen Adductors

ein. Bis zu diesem Punkte haben sich schon verschiedene Gefäße abgezweigt. Vor allem werden der Mund und der Oesophagus damit versehen. Über die Art der Verteilung der Arterien im Oesophagus gibt Fig. 11 Aufschluß, die die dorsale Wand dieses Organs darstellt. Weiterhin entspringt noch ein andres, ungleich wichtigeres Gefäß aus der Mantelarterie, und zwar zwischen den Lippen in den Mundwinkeln, nämlich die Art. tentacularis. Wegen ihrer Bedeutung und ihres eigenartigen Verlaufes soll indessen erst weiter unten in einem besonderen Abschnitt genauer auf sie eingegangen werden.

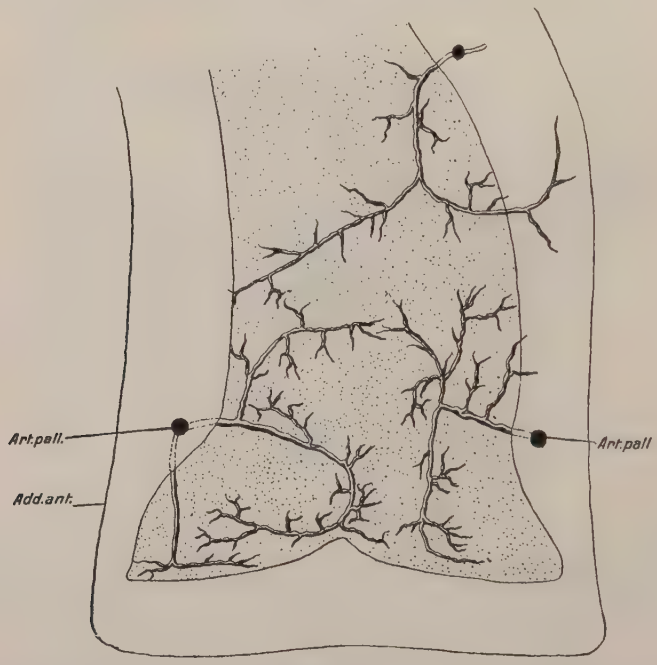


Fig. 11.

Gefäßverteilung an der dorsalen Wandung des Oesophagus. *Art.pall*, durchschnittene Mantelarterie; *Add.ant*, vorderer Schließmuskel.

Die in den vorderen Schließmuskel eingetretenen Mantelarterien bleiben jedoch ziemlich nahe an der Oberfläche, so daß sie hier vielfach auch ohne Präparation schon sichtbar sind. Bei ihrem Austritt aus der Muskelmasse tritt eine Umbiegung der Pallialarterien ein, indem die Hauptmenge des Blutes nach dem freien unteren Mantelrande fließt. Jedoch wird nach oben ein ziemlich starkes Gefäß entsandt, das um den vorderen Schließmuskel herumgreift und sich in dem oberen Mantelrand verteilt (Fig. 12). Bei ausgedehnter Injektion

kann man Anastomose der Lacunen dieses Gefäßes mit jenen der aus der Aorta direkt entspringenden Mantelrandarterien beobachten. Auf ihrem Wege durch den Schließmuskel entsendet die Pallialarterie auch in diesen hinein einige kleinere Gefäße. Dieser bisher geschilderte

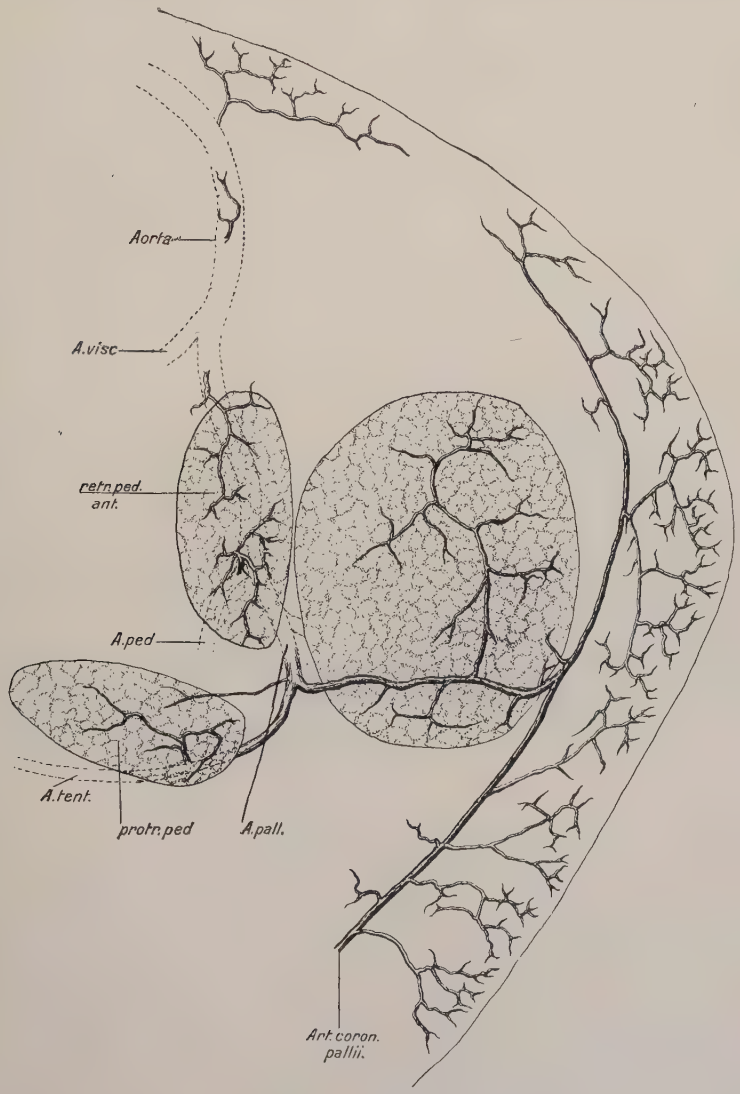


Fig. 12.

Vorderer Teil des Muschelkörpers. Übersicht über die Zerteilung der Aorta und ihrer Tochtergefäße. Großer Muskel in der Mitte: vorderer Schließmuskel. *retr.ped.ant*, vorderer Retractor; *protr. ped*, Protractor des Fußes; *Aorta*, vordere Aorta; *A.visc*, Visceralarterie; *A.ped*, Fußarterie; *A.pall*, Mantelarterie; *Art.coron.pallii*, »Kranzgefäß« des Mantels; *A.tent*, Mundlappenarterie.

Verlauf des Mantelgefäßes der einen Seite ist natürlich infolge der Bilateralsymmetrie des Tieres auch auf der andern Seite vollkommen gleich ausgebildet.

Über den Verlauf und die Verteilung der Gefäße im freien Mantelrand selbst können schwache oder auch nur mittelstarke Injektionen nur ein ziemlich unvollständiges Bild liefern. Der Grund hierfür ist in dem anatomischen Bau des Mantels und damit zusammenhängend in seinem Zustand nach dem Tode der Muschel zu suchen.

Bekanntlich ist der Mantel in einiger Entfernung von seinem freien Rande mittels kleiner Muskelchen an der Schale angeheftet und liefert so auf derselben die Mantellinie. In dem dadurch abgesetzten

Fig. 13.

Gefäßverteilung am freien Mantelrand. *I, II* und *III*, die drei durch die zwei Falten des Mantelrandes entstandenen Lippen. *Art.coron.pall*, »Kranzgefäß«; *a*, Hauptarterien; *b*, Zwischenarterien; *d*, Blutgefäße ins Mantelreservoir.

freien Randteile des Mantels verläuft die Mantelarterie, Verhältnisse, wie sie im Querschnitt die schematische Fig. 14 zeigt. Distalwärts ist der Mantel durch zwei Einfaltungen in drei »Lippen« zerlegt (Langers Lefzen). Das Periostracum der Schale reicht nun über diese noch ein Stück hinaus und umfaßt auch noch die oberste dieser drei Lippen. So wie die Fig. 13 und 14 diese Falten zeigen, sind sie jedoch niemals auf konservierten Schnitten zu sehen, sondern sie entsprechen den Verhältnissen am lebenden Tier. Wird nämlich die Muschel nicht gestört, so befindet sich nicht nur des größte Teil des Fußes außerhalb

der Schale, sondern auch der Mantelrand hat sich um den Rand der Schale nach außen herumgeschlagen. Die beiden Abbildungen stellen also einen mittelstarken Schwellungszustand des Mantelrandes dar. Zurückgezogen wird der Mantel, nach Entleeren des Blutes, durch kleine Muskelchen, die einerseits an den Falten, anderseits an der Mantelanheftungslinie inserieren.

Von dem Hauptgefäß, der Art. coronaria pallii, gehen in ziemlich gleichmäßigen Abständen kleinere Gefäße (*a*) ab, die in jede der beiden oberen, äußeren Lippen Seitenäste entsenden, der Hauptsache nach jedoch sich in der dritten, längsten verteilen. In den Zwischenräumen dieser Gefäße entspringen wieder andre, noch kleinere (*b*), die indessen ziemlich an der Oberfläche bleiben. Desgleichen finden sich kleinere Arterien (*c*) auf der Unter- oder Innenseite des Mantels. Nach der entgegengesetzten Richtung, also proximalwärts der Anheftungsstelle

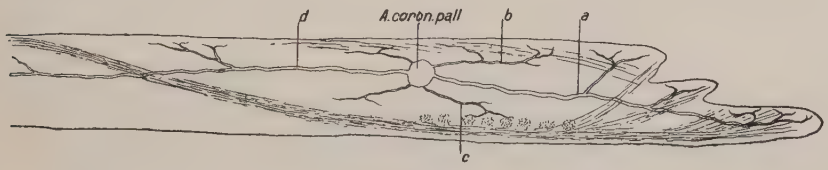


Fig. 14.

Schematischer Querschnitt durch den freien Mantelrand. Bezeichnungen wie Fig. 13.

des Mantels, entspringt eine Reihe bedeutend größerer Gefäße (*d*). Da diese einen ungleich größeren Strombezirk als jedes der Gefäße *a* haben, benötigen sie natürlich auch einen bedeutend größeren Zwischenraum unter einander, und zwar ist das Verhältnis derart, daß zwischen je zwei der proximalen Arterien *d* drei bis vier von dem distalen *a* kommen. Die Länge dieser Gefäße ist vorn bis ziemlich in die Mitte des Mantels reichend, hinten aber kürzer. Hervorgerufen wird diese Erscheinung durch die Ausdehnung der sogenannten Mantelreservoire, auf die wir weiter unten noch zu sprechen kommen werden.

Fragen wir uns nach der Ursache der so komplizierten Blutgefäßverteilung im Mantel, so kommen wohl besonders zwei Punkte in Betracht.

Der wichtigere dieser beiden ist wohl die Bedeutung des Mantels als Respirationsorgan. Wenn die Muschel ihren Fuß aus der Schale hervorgestreckt hat, so ist der Kiemen- und Körperkreislauf infolge Schließens der Keberschen Klappe fast ganz unterbunden (vgl. hierüber den Abschnitt über die Schwellung des Fußes von *Anodonta*). Das Herz pulsiert aber weiter, da der Kreislauf nicht vollständig

unterbrochen werden kann. Um das Blut nun mit dem nötigen Sauerstoff versehen zu können, existiert eine Verbindung im Gefäßsystem vom Herzen durch die vordere Aorta, Mantelarterien, Mantelreservoire wieder in den Vorhof. Es ist demnach also neben dem Hauptblutkreislauf noch ein Nebenkreislauf eingeschaltet. Der andre Punkt hängt mit dem Schwellungsvermögen des Mantelrandes zusammen. Wie schon gesagt, ist bei einer nicht gestörten *Anodonta* außer dem ausgestreckten Fuß auch der Mantelrand um den Schalenrand herumgeschlagen. Die Schwellung wird hervorgerufen durch Einpumpen von Blut unter gleichzeitiger Erschlaffung der Rückziehmuskeln des Mantelrandes. Zieht die Muschel den Fuß nun plötzlich ein, so schließt sich auch gleichzeitig die Schale. Dabei könnte es nun vorkommen, daß die scharfen Schalenränder Verletzungen in der zarten Epidermis des Fußes hervorrufen. Dies sollen, meiner Meinung nach, die umgeschlagenen Mantelränder verhindern, sie sollen also gleichsam eine Gleitbahn für den Fuß darstellen. Ob diese Deutung der Schwellung des Mantelrandes ganz einwandfrei ist, wage ich nicht zu entscheiden, möchte aber darauf hinweisen, daß eine andre Deutung auf mindestens ebensolche Schwierigkeiten stoßen würde.

c. Die Mundlappenarterie (Art. tentacularis).

Wie schon oben ausgeführt und auf Fig. 10 dargestellt wurde, entsendet die Art. pallialis (*A.pall.*) bei der Umfassung des Oesophagus jederseits ein starkes Gefäß (*a.t.*), das sich eine Strecke weit zwischen den beiden Velarfalten vel_1 und vel_2 hinzieht. Hierbei wird auf jeder Seite außer dem Protractor auch das Cerebralganglion mit dem nötigen Blut versehen (Fig. 12 *prot.ped.*). Nach kurzem Verlauf tritt eine Teilung ein und es entstehen zwei sowohl in ihrem weiteren Verlauf als auch in ihrer eigenartigen Verteilung vollständig kongruente Velararterien (Fig. 10 *a*). Die Fig. 15 stellt den rechten äußeren Mundlappen dar, das Velum oder den Tentakel der älteren Autoren. Von der oberen Einbuchtung *A* bis ungefähr zur Teilungsstelle *B* der Tentakelarterie verläuft die Anheftungslinie zwischen Mundlappen und Fuß. Das erste auffällige ist, daß die stark gewellte oder geschlängelte Hauptarterie nicht genau in der Längsachse des Organs liegt, sondern in einem spitzen Winkel dazu etwas unterhalb derselben. Erst gegen Ende biegt sie wieder nach oben um und verästelt sich unregelmäßig. In diesem Verlaufe gibt sie ganz gleichmäßig und in derselben typischen Form bei allen Präparaten immer wiederkehrend, Seitenarterien ab. Was die Reichweite und die Verteilung dieser

Nebenäste im großen und ganzen anbetrifft, so ist vielleicht bemerkenswert, daß sie sich nur im Mundlappen selbst verästeln und selten in das angrenzende Bindegewebe übertreten. Eine Ausnahme macht viel-

Fig. 15.
Rechter äußerer Mundlappen mit der Velararterie. *A*.*B*, Anheftungslinie des Mundlappens. *a*, Gefäß, dessen Endverzweigungen in den Mantel umbiegen; *b*, Gefäß, welches zum Mund hin in der äußeren Velarfalte verläuft.

fach das mit *a* bezeichnete Gefäß, das öfter bis in den Mantel hineinverfolgt werden kann. Da die Gefäßverteilung des inneren Mundlappens in allen Stücken der des äußern gleicht, so erstreckt sich das *a* entsprechende Gefäß des inneren Tentakels bis auf die Oberfläche des

Fußes. Weiterhin kann als konstant in derselben auf Fig. 15 dargestellten Form noch das mit *b* bezeichnete Arterienstämmchen erwähnt werden.

Sehr interessante Verhältnisse zeigt nun die Gefäßverteilung auf der Innenseite der Mundlappen. Wie schon seit langem bekannt ist, ist hier die Oberfläche nicht glatt, wie die Außenseiten, sondern mit einer Art von Leisten versehen (Fig. 16). Während, wie wir oben sahen, die Seitengefäße ziemlich senkrecht von der Art. tentacularis abbiegen, verlaufen diese Leisten in einem spitzen Winkel dazu. Die

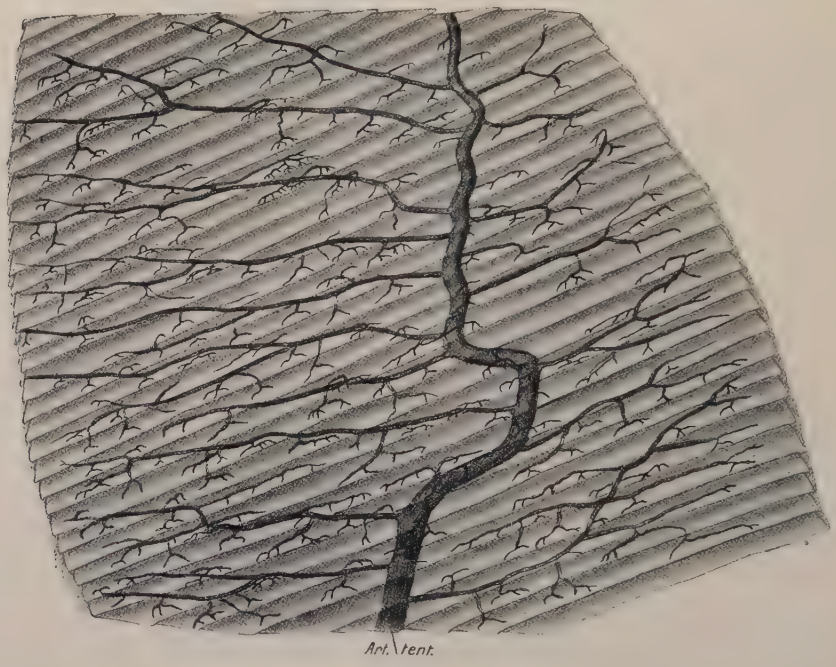


Fig. 16.

Innere, mit Leisten versehene Oberfläche der Mundlappen, Teilstück. *Art.tent*, Mundlappenarterie.

Folge davon ist, daß sie auch von den Nebenarterien in einem spitzen Winkel gekreuzt werden. Langer kannte wohl die Leisten, bemerkte auch die sehr eigenartige Gefäßverteilung in denselben, geht aber nicht näher auf die zueinander schiefe Lage von Leisten und Seitenarterien ein. Kollmann, auf dessen Angaben sich auch Flemming, Fleischmann und Griesbach stützen, gibt jedoch kein richtiges Bild von diesen Verhältnissen. Nach ihm sollen die Gefäße in den Leisten verlaufen, sich also, da Tentakelarterie und Leisten in einem spitzen

Winkel zueinander stehen, von der Hauptarterie nicht rechtwinklig abzweigen. Wie seine Figuren zeigen, soll auch jede Leiste ihr eignes Längsgefäß besitzen. Diese Abbildung läßt indessen zugleich als Ursache dieser falschen Darstellung erkennen, daß bei Ausführung der Injektionen zu starker und unregelmäßiger Druck angewandt ist, so daß Zerreißungen und ungleichmäßige Füllungen der Ästchen eintreten mußten. Dieselben unzutreffenden Angaben macht auch Thiele, der sich allerdings, mangels eigner morphologischer Untersuchungen, in betreff des makroskopischen Verlaufs der Gefäße ebenfalls auf Kollmann beruft. Jedoch auch von theoretischem Standpunkt aus, ist die Art der Gefäßverteilung, wie ich sie dargestellt habe, besser zu verstehen, als die Kollmanns; tritt doch bei schräger Durchquerung der Leisten eine bedeutend ergiebigere Durchblutung des Organs ein, als wenn die Gefäße parallel in oder unter den Leisten verlaufen würden! Die Ursache für die starke Verästelung der Arterien in den Mundlappen ist nach Thiele ähnlich wie für die entsprechenden Verhältnisse im Mantel wahrscheinlich in der respiratorischen Nebenfunktion des Mundlappens zu erblicken.

B. Gefäße im Bereich der hinteren Aorta.

1. Hintere Aortenklappe.

Wie bekannt, durchzieht der Darm bei den Najaden das Herzlumen von vorn ventral nach hinten dorsal. Seine Austrittsstelle aus dem Herzen fällt gleichzeitig mit der Austrittsstelle aus dem Pericard zusammen, indem hier Herz und Pericard miteinander verwachsen erscheinen. Der Enddarm wird von jetzt ab bis zum After von dem Bindegewebe zwischen den beiden Mantellappen umgeben (Fig. 17 *bg*). Ventral der Austrittsstelle des Darmes aus dem Ventrikel entspringt nun die hintere Aorta. Gleich zu Beginn dieses zweiten großen Gefäßstammes findet sich in dessen Lumen eine zum Verschluß der Aorta dienende Einrichtung, die hintere Aortenklappe. Ihre Lage ist im Gegensatz zu der der vorderen Aortenklappe, die ja gerade an der Austrittsstelle der Aorta aus dem Pericard sich befindet (Fig. 2), unzweifelhaft außerhalb des Pericardialraumes. In der Fig. 17, die die Aortenklappe von der rechten Seite her darstellt, ist durch die stark punktierte Linie die etwas links vom Herzen quer über die Aorta läuft, die Begrenzung des Pericardialraumes angegeben. Ventral der Aorta erstreckt sich der Herzbeutel indessen noch ziemlich weit rückwärts.

Wenn man auch hier wieder von der schon oben zitierten lakonischen Bemerkung Garners: "valves also exist at the origin of the

aortae" absieht, so findet sich die erste Beschreibung der hinteren Aortenklappe bei Dogiel. Dieser beschreibt sie als einen Ringmuskel, eine Ansicht, die auch noch Rankin vertritt. Dagegen gibt Grobben für die hintere Aortenklappe von *Pecten Jakobaeus* folgende, anders lautende Darstellung: »Nahe am Ursprung vom Ventrikel, an der Stelle, wo sich die Aortenwand durch kräftigere Ausbildung der Ringmuskulatur auszeichnet, ragen in das Lumen der Aorta zwei polster-, fast zungenförmige Wülste hinein. Der dorsale sieht mit dem dicksten

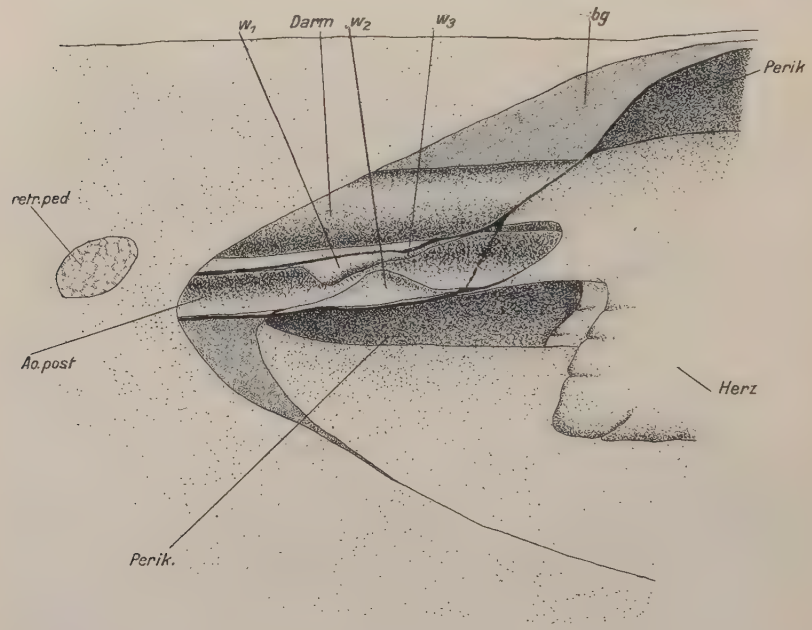


Fig. 17.

Hintere Aortenklappe, nach Fortnahme des Mantels und Öffnen des Pericards, ebenfalls von der rechten Seite her geöffnet. *Ao.post*, hintere Aorta; *bg*, Bindegewebe dorsal des Darmes zwischen den beiden Mantellappen; *Perik*, Perikardialraum; *retr.ped*, hinterer Retractor; w_1 und w_2, die beiden die Aortenklappe bildenden Muskelwülste; w_3, kleiner dorsaler accessorischer Muskelwulst.

vorspringenden Ende nach hinten, der ventrale nach vorn. Die beiden korrespondierenden Wülste sind in der Art übereinander gelagert, daß dieselben bei der Kontraktion des Sphincters mit ihrer ganzen Fläche gegeneinander gedrückt werden.« Dagegen bestätigt er bei *Anodonta* den Befund Rankins, der, wie gesagt, nur einen Sphincter kannte. Zu meiner Überraschung mußte ich dagegen konstatieren, daß die Darstellung Grobbens, die dieser für Pecten liefert, trotz seines eignen andersartigen Befundes bei *Anodonta*, Wort für Wort auch für

Anodonta zutrifft! Die Übereinstimmung wird noch größer durch eine weitere Bemerkung Grobbens. Er fand nämlich, daß bei drei von ihm untersuchten Pectenexemplaren in zwei Fällen noch ein dritter solcher Wulst vorhanden war, wenn auch kleiner. Auch diese Tatsache kann ich bestätigen, und zwar befindet sich dieser Wulst häufig an der vorderen Seite der dorsalen Erhebung, wie ich es, wenn auch nicht in starkem Maße, in der Fig. 17 bei w_3 angedeutet habe! Rankin und auch Grobben haben also anscheinend nach Öffnen der Aorta die beiden zungenförmigen Wülste als den durchschnittenen Ringmuskel angesehen, während in Wirklichkeit *Anodonta* von Pecten in dieser Beziehung gar nicht abweicht.

2. Die hinteren Mantelarterien (Art. palliales posteriores).

Kurz hinter dieser Aortenklappe tritt eine Teilung der hinteren Aorta in zwei gleich starke Zweige ein (Fig. 19 u. 21 sowie Fig. 20 *A*—*F*). Zum allgemeinen Überblick über die Art und Weise der Gefäßverteilung im Strombezirk der hinteren Aorta diene die Fig. 18. Sie stellt eine Seitenansicht dar vom Enddarm (*ed*), hinteren Adductor (*Add.post.*) und hinteren Retractor (*retr.ped.post.*), und zwar von der rechten Seite her gesehen. Der hintere Retractor ist nur in seiner Längsausdehnung dargestellt, nicht dagegen seine Insertionsstellen an der Schale (vgl. Fig. 21). Weiterhin ist der Enddarm durch teilweises Abpräparieren des rechten Mantellappens freigelegt.

Die Teilung der Aorta findet ungefähr bei dem mit *A* bezeichneten Punkte statt. Schon vorher hat sich ein kleines Gefäß abgesondert, um besonders den dorsalen Mantelteil und das Pericard mit dem nötigen Blut zu versehen. Nach der Teilung senken sich die beiden Mantelarterien ein wenig, um durch den Spalt zwischen den beiden hinteren Retractoren hindurchzugehen, steigen dann wieder aufwärts und führen dorsal über den hinteren Schließmuskel hin, indem sie das Rectum zwischen sich nehmen. Der Mastdarm wird von einem größeren Gefäß versorgt, das schon von einer der beiden Mantelarterien abzweigt, meist rechts, und dem dann in vielen Fällen ein ähnliches auf der linken Seite entspricht. Charakteristisch ist, daß der Verlauf der Gefäße am Mastdarm im Gegensatz zum übrigen Darm ein sehr langgestreckter ist. Der hintere Retractor empfängt sein Blut in den meisten Fällen durch ein unpaares Gefäß, das seinen Ursprung bald in der rechten, bald in der linken Arterie nehmen kann, schließlich aber auch paarig auftreten kann.

Schon von dem Teilungspunkte der Aorta ab setzt eine Inkonstanz

und Variabilität des Gefäßverlaufes ein, wie wir sie in solch bedeutendem Maße nicht ein zweites Mal im Muschelkörper antreffen. Es ist absolut unmöglich, hier eine Norm festzustellen. Um auch nur ungefähr eine Vorstellung davon zu geben, habe ich im folgenden einige

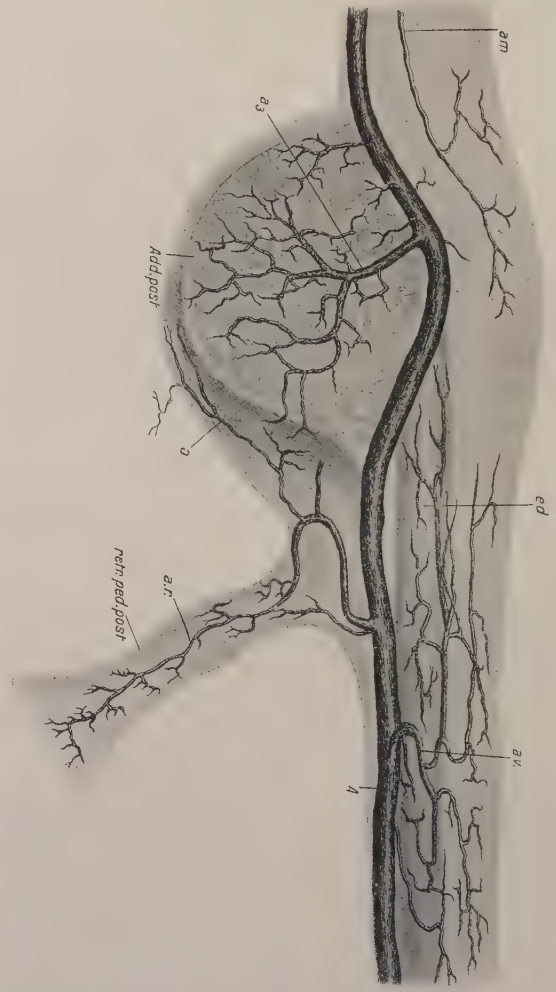


Fig. 18.

Verteilung der Seitenzweige der hinteren Aorta, von der rechten Seite gesehen. Bojanussches Organ und Kiemen sind fortgenommen. *A*, Teilungsstelle der hinteren Aorta; *ed*, Enddarm; *Add.post*, hinterer Schließmuskel; *retr.post.ped*, hinterer Retractor; *a.v*, dorsales Gefäß für den Darm, oberen Mantelrand und Pericard; *a.r*, Retractorgefäß; *a*, ventrales Adductorgefäß; a_3, seitliches Adductorgefäß; *a.m*, größere konstante Mantelrandarterie.

charakteristische Beispiele aus der Reihe der Präparate herausgegriffen und abgebildet (Fig. 20 *A*—*F*). Alle Präparate sind als von der Ventralseite gesehen dargestellt, so daß also rechts in der Bildfläche links der Körperseite entspricht. Die mit *v* bezeichnete Arterie entspricht dem Gefäß *a v* in Fig. 18, *r* dem Retractorgefäß *a.r*, und

a einem besonderen Ast, der den hinteren Adductor ventralwärts umfaßt und in Fig. 18 in seinem Ursprung mit der Retractorarterie verschmolzen ist. Von den sechs Abbildungen der Fig. 20 bilden *A* und *F* die Endglieder einer Reihe, die durch alle möglichen Übergänge miteinander verknüpft sind. Während bei *A* die Rectalarterie *v* ebenso wie die Retractorarterie *r* ihren Ursprung von dem rechten Pallialgefäß nehmen, entspringt der den hinteren Schließmuskel versorgende Ast aus der linken Mantelarterie. In Fig. *B* ist das Gefäß *v* in seinem

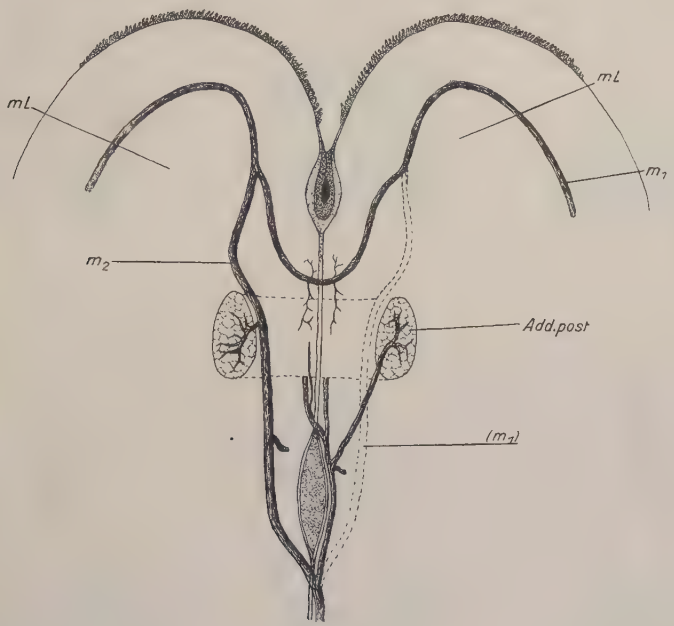


Fig. 19.

Starke Abweichung des Verlaufes der hinteren Aorta vom normalen Typus. Abbildung von oben, gesehen. Mantellappen *m.l.* seitlich ausgebreitet. Der typische Mantelarterienverlauf ist in gestrichelten Linien eingezeichnet. m_1 und m_2, die beiden Mantelrandarterien; *Add.post*, hinterer Schließmuskel.

Ansatzpunkt weiter nach rückwärts bis auf die Aorta selbst verlagert, um schließlich bei dem Präparat *C* zur linken Art. pall. überzugehen. In Fig. *D* ist dann außer einer Verdoppelung von *v* noch eine Teilung von *a* eingetreten, indem a_1 in den Muskel selbst sich verästelt, während a_2 ventralwärts den Muskel umfaßt. In Fig. *E* ist eine vollständige Umkehrung dieser Verhältnisse dargestellt, insofern als zwar die Teilung von *a* beibehalten ist, die Gefäße jedoch ihre Funktion vertauscht haben. Desgleichen ist die Ansatzstelle des Retractorgefäßes von

der rechten auf die linke Seite übergegangen und das Rectalgefäß *v* nur in der Einzahl erhalten geblieben. Endlich stellt Fig. *F* wiederum eine völlige Umkehrung der Verhältnisse von Fig. *A* dar.

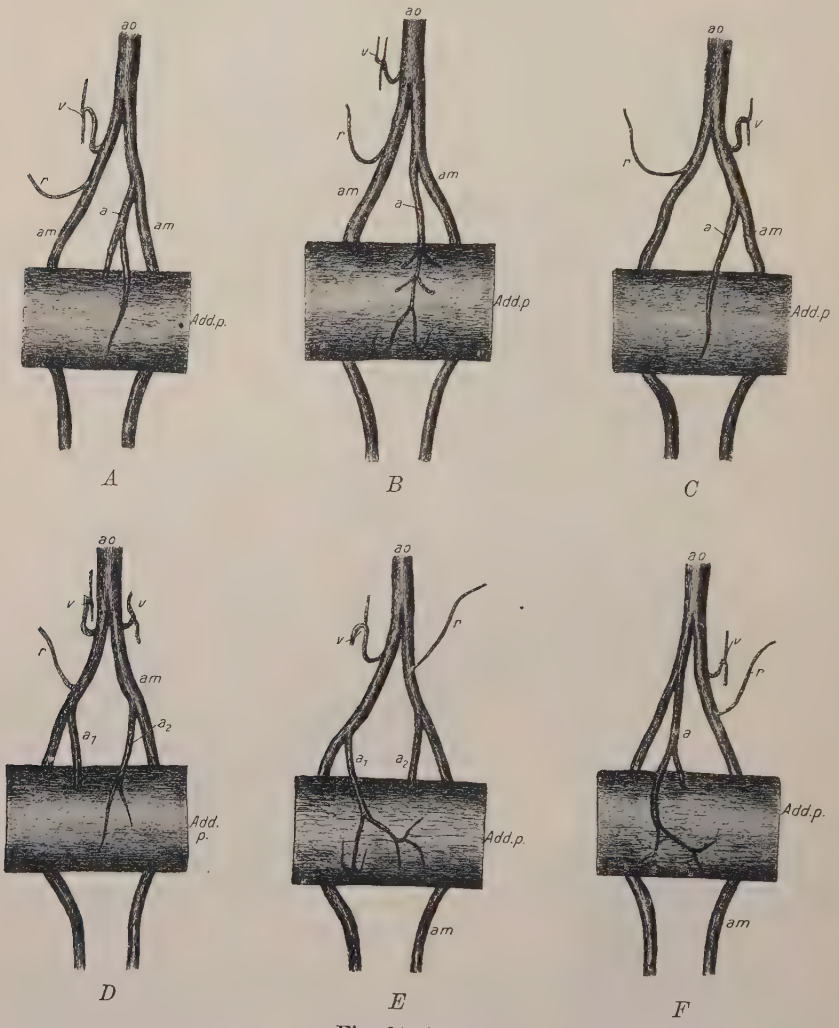


Fig. 20 *A—F*.

Halbschematische Abbildungen zur Erläuterung der Variationsbreite in der Gefäßverteilung der hinteren Aorta. Von der Ventralseite gesehen. *ao*, hintere Aorta; *Add.p*, hinterer Schließmuskel; *am*, die beiden Mantelarterien; *r*, Retractorarterie; *v*, kleines Mantelrandgefäß; *a*, a_1 und a_2, Adductorgefäß. Rechts und links sind in der Figur vertauscht, da ja von der Ventralseite gesehen.

Wie gesagt, sind diese Figuren nur ein Teil einer größeren Reihe besonders dieser Verhältnisse halber angefertigter Präparate, als deren

Resultat sich ergab, daß die am häufigsten wiederkehrenden Variationen die in den Fig. *D* und *E* abgebildeten sind. Gelegentlich kann indessen die Abweichung von dieser Norm erheblich größer werden, wie denn auch die Fig. 19 einen ganz extremen Fall dieser Art liefert. Hier ist sogar die Teilung der Aorta unterblieben und diese verläuft ganz in der Bahn der sonstigen rechten Mantelarterie. Zwar gibt sie nach rechts einen stärkeren Ast ab, aber dieser versorgt nicht den freien linken Mantelrand, sondern nur den Schließmuskel und den linken Retractor. Dagegen zweigt sicht von der rechten Pallialarterie an einer Stelle, wo diese schon vollständig im Mantel verläuft, ein gleichstarkes Gefäß ab und schlägt die Richtung einer sonst konstant vorhandenen starken Seitenarterie (Fig. 18 *a.m.*) ein. Dorsal des Darmes tritt das Gefäß jedoch in den andern Mantellappen über und gelangt in vollständig symmetrischer Weise in die für die linke Mantelarterie bestimmte Bahn. Es wird also infolgedessen die Funktion der einen Mantelarterie von einem Seitenast der andern ausgeübt.

Wieder übergehend zur Fig. 18 können wir nun feststellen, daß hier Verhältnisse herrschen, wie sie von keiner der kleinen Figuren angegeben wird: es ist hier eine Verschmelzung der Retractorarterie *r* mit den beiden Schließmuskelarterien a_1 und a_2 eingetreten. Auch das hier dargestellte Adductorgefäß a_3 ist sowohl in seinem Ursprung als auch in seinem Verlauf äußerst inkonstant, jedoch bei fast allen Injektionen nachweisbar.

Mit der schon beschriebenen vorderen Mantelarterie bildet die hintere Art. pall. ein zusammenhängendes Ringgefäß, die Art. coronaria pallii (Fig. 1 *am.*). Die Abzweigungen dieses Gefäßes zum freien Mantelrand hin sind auch hinten im Prinzip dieselben wie am vorderen Mantelrande, so daß sich wohl ein Eingehen hierauf an dieser Stelle erübrigt.

Den Verlauf der Darmgefäße zeigt neben den früheren Abbildungen auch noch Fig. 21. Zur besseren Orientierung ist hier in punktierter Linie der Verlauf der Aorta sowie der großen Mantelgefäße eingetragen worden. Der geöffnet dargestellte Darm läßt als bezeichnendes Merkmal sofort den ausgesprochenen Längsverlauf des eigentlichen Enddarmgefäßes in der Typhlosolis erkennen. Die Ventralseite des Darmes wird von ihm aus versorgt, während die Lateral- und Dorsalseiten ihr Blut mittels besonderer kleiner, direkt den Pallialarterien entspringender Gefäße erhalten. Der After selbst jedoch wird in den Stromkreis der den Schließmuskel ventral umfassenden in Fig. 20 mit

a bezeichneten Arterie einbezogen. Über die Abzweigungen dieses Ästchens und die Verhältnisse ventral des hinteren Schließmuskels gibt Fig. 22 genügenden Aufschluß. Statt der vielen kleinen Lateralästchen am Rectum kann die Längsarterie sich vor Eintritt in die Typhlosolis so verzweigen, daß auch die Seiten und Dorsalflächen des Darmes, ja sogar auch die anschließenden Mantelteile mit dem Pericard von ihr mitversehen werden (Fig. 18).

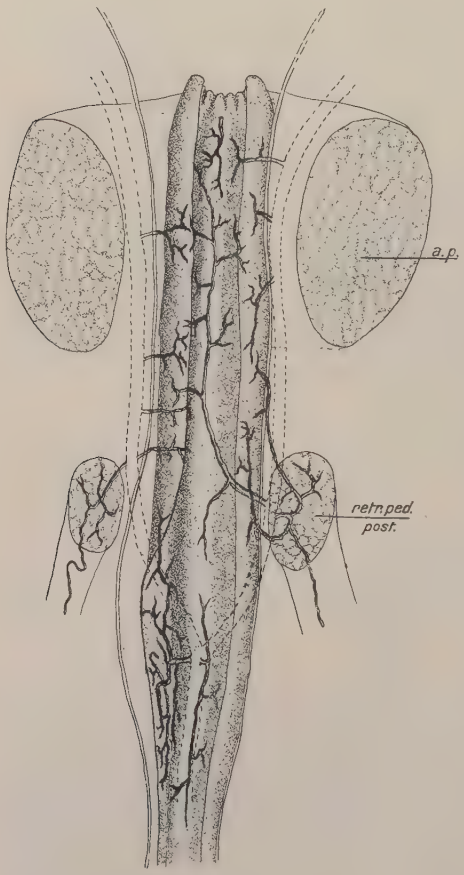


Fig. 21.

Endstück des Darmes, geöffnet und von oben gesehen. Der Verlauf der hinteren Aorta und der beiden Mantelgefäße ist punktiert angegeben. *a.p*, hinterer Schließmuskel; *retr.ped.post*, hinterer Retractor.

Zum Schluß bliebe noch eine kurze Betrachtung der Gefäßverteilung an der ventralen Seite des hinteren Adductors übrig (Fig. 22). Bekanntlich verwachsen die aufsteigenden Lamellen der inneren Kiemenblätter derart miteinander, daß sie mit den absteigenden Lamellen einen in der Fußgegend paarigen, hinter dem Fuß aber unpaaren inneren Kiemengang bilden. Dagegen entsteht aus der Verschmelzung der aufsteigenden Lamellen der äußeren Kiemen mit dem Mantel einerseits und den absteigenden Lamellen derselben Kiemen mit den absteigenden Lamellen der inneren Kiemen anderseits der paarige äußere Kiemengang. In Fig. 22 ist nun die Verwachsungsstelle der innersten Kiemenblätter durchschnitten und so ein Einblick in die Cloakenhöhle erhalten. Teilweise jedoch ist auch die Basal- und Trennungsmembran der äußeren Kiemengänge fortgenommen worden. Das auch in den vorhergehenden Abbildungen mit *a* bezeichnete Muskelgefäß legt sich nun ventral

an den hinteren Adductor an und führt bis an die Anheftungslinie der Basalmembran des äußeren Kiemenganges an den Schließmuskel. Nachdem schon vorher einige kleinere Ästchen sich auf dem Muskel verteilt haben, sondern sich jetzt einige größere Gefäße ab und treten in die Basalmembran der äußeren Kiemengänge ein (*b*), d. h. in die Verwachsungsmembran der absteigenden Lamellen

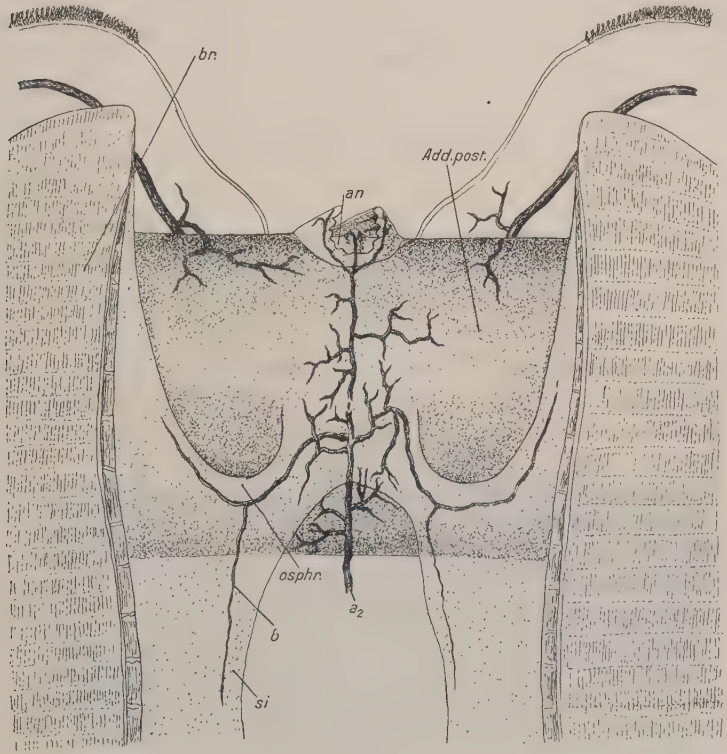


Fig. 22.

Ventrale Ansicht des Cloacalraumes unter dem hinteren Schließmuskel. Der innere Kiemengang ist durch Trennen der Verwachsung zwischen den beiden aufsteigenden Lamellen der inneren Kiemenblätter geöffnet, desgleichen teilweise die Kiemenscheidewand. *Add.post*, hinterer Schließmuskel; *an*, After; *br*, Kiemen; *osphr*, Lage des Osphradiums; *si*, Lage des Sinnesstreifens.

der äußeren Kiemenblätter mit dem hinteren Schließmuskel. Das ursprüngliche Gefäß jedoch behält die eingeschlagene Richtung bei bis zum After, wo es sich in einige kleine Zweige, die entweder den After umfassen oder in die Typhlosolis des Rectums eintreten, auflöst.

Interessant ist es, daß auch hier wieder eine seltsame Übereinstimmung vorliegt zwischen dem Verlauf des Blutgefäßsystems und

dem des Nervensystems, wie wir es schon im Fuß bemerkt hatten. Unter der Zerteilungsstelle der größeren Arterie a_2 liegt ebenfalls wieder ein Nervencentrum: das Visceralganglion. Noch größer wird aber die Ähnlichkeit, wenn man die Lage und den Verlauf des Osphradiums und der sogenannten Sinnesstreifen verfolgt. Ersteres liegt als nervenreiche Epithelverdickung im Bogen an dem freien Rand der Basalmembran des äußeren Kiemenganges (Fig. 22). Die Sinnesstreifen erstrecken sich ebenfalls als Epithelverdickungen weit nach vorn hin (*s.i*). Beiden parallel, ihnen eng angeschmiegt, laufen arterielle Gefäße entlang.

V. Das venöse Gefäßsystem.

1. Die Sammelvenen des Körpers.

Nachdem das Blut aus dem Herzen durch die Aorta, die größeren Gefäßstämme und deren Seitenäste bis in die feinsten Verzweigungen gelangt ist, tritt es in die Lacunen über. Nach Kollmann versteht man unter Lacune oder interstitieller Lücke »einen von Gallertgewebe, i. e. der Bindesubstanz umschlossenen mikroskopischen endothelfreien Raum, der mit andern von ähnlicher Beschaffenheit kommuniziert«. Wie auch Schnitte zeigen, sind diese Bluträume ganz regellos ange-

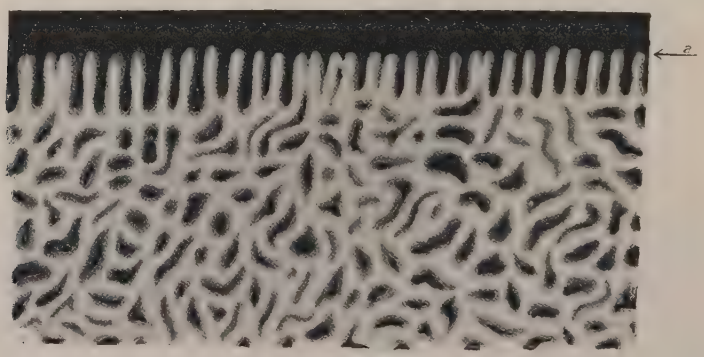


Fig. 23.
Injizierte Lacunen aus der Typhlosolis des Kristallstieldarmes. Bei *a* scharfe Kante der Typhlosolis. Das Bindegewebe zwischen den Lacunen ist entfernt worden.

ordnet und geben, wenn sie prall injiziert sind und dann das Gewebe durchschnitten wird, etwa das Bild eines Gummischwammes. Ist die Injektion jedoch nur schwach, so entstehen Bilder, die wohl geeignet sind, capillarähnliche Gefäße vorzutäuschen, wie denn auch Langer, von Hessling, Kollmann, Griesbach u. a. infolgedessen tatsächlich

bei den Lamellibranchiaten echte Capillaren annahmen. Wie gesagt, verschwinden diese Pseudocapillaren, wenn die Injektion vollständiger und mit genügend dünnflüssiger Masse ausgeführt worden ist. Eine alleinige Ausnahme macht hiervon vielleicht die Typhlosolis des Darmes mit ihren Gefäßen. Zwar haben wir auch hier keine echten Capillaren,

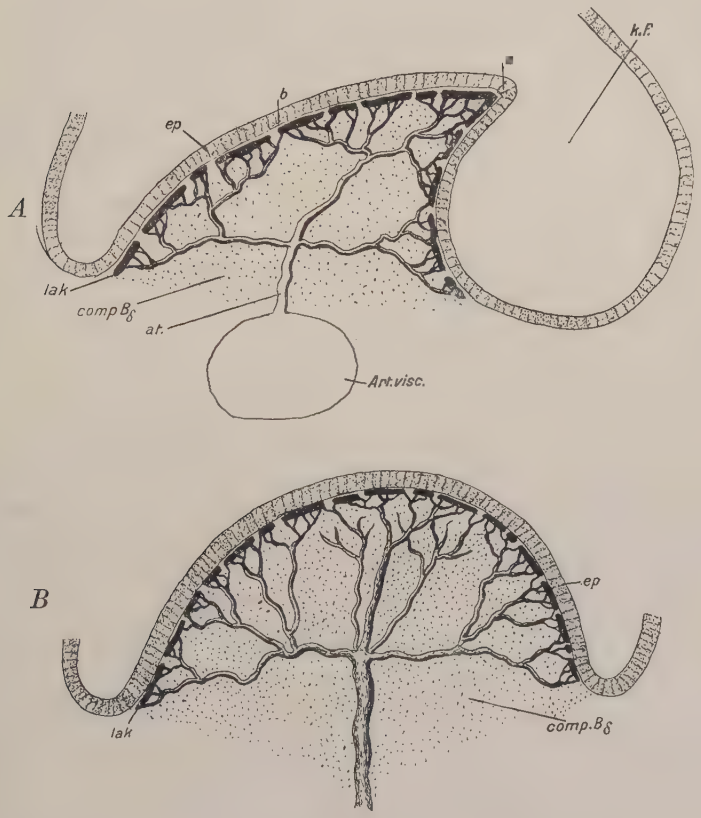


Fig. 24 *A* und *B*.

Halbschematische Abbildung der Verteilung des Blutes in der Typhlosolis. Querschnitte durch dieselbe. *A*, vom Kristallstieldarm; *B*, vom Enddarm; *Art.visc*, Visceralarterie; *a.t*, kleine von der Visceralarterie abgehende Gefäße; *ep*, Darmepithel; *comp.Bg*, kompaktes Bindegewebe; *lak*, Lacunen; *k.f*, Falte im Darm für den Kristallstiel; *a*, scharfe Kante der Typhlosolis des Kristallstieldarmes; *a* und *b*, Endpunkte des in Fig. 23 dargestellten Stückes der Typhlosolis.

da, wie histologische Untersuchungen zeigen, ein Endothel den betreffenden Bluträumen vollständig abgeht. Aber es ist doch eine gewisse Regelmäßigkeit in der Anordnung dieser Lacunen zu konstatieren, wie es Fig. 23 zeigt. Diese stellt ein Stück der Oberfläche der Typhlosolis des Kristallstieldarmes dar, und zwar das in dem Quer-

schnitt Fig. 24 *A* von *a—b* bezeichnete. Die hier ebenfalls im Querschnitt getroffene Arteria visceralis bzw. ihre direkte Fortsetzung entsendet, wie wir schon in den Fig. 7 und 8 sahen, eine Reihe von kleinen Gefäßen (*a.t.*). Diese Arterien treten in die Typhlosolis des Darmes ein und verteilen sich hier (Fig. 24 *A* u. *B.*). Dicht unter dem Cylinderepithel, das in Fig. 23 entfernt worden ist, anastomosieren die kleinen Zweiglein miteinander und bilden so in der Aufsicht zierliche Schlingen. Nach der scharfen Kante der Typhlosolis hin hören die Anastomosen auf und die Lacunen verlaufen quer zur Längserstreckung des Darmes, regelmäßig untereinander parallel über die Kante hinweg, worauf auf der andern Seite neue Anastomosen auftreten. Diese regelmäßige Anordnung der Lacunen ist aber nur auf einen ganz bestimmten Teil des Darmes beschränkt, nämlich nur auf den, wo kompaktes Bindegewebe auftritt, d. h. straffes fibrilläres Bindegewebe ohne Langersche Blasen. Man findet deshalb dieselben zierlichen Lacunennetze teilweise auch noch am Magen und am Enddarm (Fig. 24 *b*), nur mit dem Unterschied, daß hier die mittleren, parallelen Teile des Netzes infolge Mangels jener scharfen Typhlosoliskante fehlen und die einzelnen Gefäßmaschen auch etwas kleiner sind.

Die capillarähnliche Anordnung der Lacunen in den Mundlappen, wie sie nach Langer und Kollmann vorhanden sein sollte, wird auch von Thiele zurückgewiesen. Daß die Kollmannschen Injektionen nur mit Vorsicht aufzunehmen sind, habe ich schon oben bei Besprechung der Verzweigungen der Art. tentacularis erwähnt. Ebensowenig lassen sich derartige Netze im Mantel nachweisen, vorausgesetzt natürlich, daß man nicht zu zähe Injektionsmasse nimmt, wobei dann nur die größeren Lacunen erfüllt werden, in die kleineren jedoch die Masse gar nicht eindringt. Da die vorliegende Arbeit jedoch in der Hauptsache nur morphologische Fragen beantworten soll, so kann auf die interessanten Verhältnisse der Lacunen untereinander sowohl als auch zu den größeren Gefäßen nicht näher eingegangen werden, zumal zurzeit im hiesigen Institut das Bindegewebe von *Anodonta* und die damit zusammenhängenden Fragen, wie Endothelauskleidung der Gefäße, besonders bearbeitet werden. Ich möchte jedoch nochmals darauf hinweisen, daß ich meine Injektionen an der Hand sowohl von histologischen Präparaten, die Herr Wetekamp wie Herr Brück so freundlich waren mir zur Verfügung zu stellen, als auch von histologischen Abbildungen der früheren Autoren immer kontrollierte. Hierdurch suchte ich zu weitgehende Schlüsse, wie sie bei Betrachtung von Injektionen allein unvermeidlich sind (vgl. Langer), zu verhindern.

Aus dem soeben kurz skizzierten Lacunensystem des Körpers führen nun die großen Sammelvenen die Blutflüssigkeit zurück. Während auf Querschnitten die Arterien eine deutliche Epithelauskleidung zeigen, scheint diese bei den Venen entweder nur sehr schwach entwickelt oder vielleicht gar nicht vorhanden zu sein. Nach den Befunden von KEBER werden die Venen »von zahlreichen dicken und dünnen sehnigen Streifen durchzogen und durchflochten«. Desgleichen finden sich »besonders an den Teilungsstellen zarte membranöse Falten«. Die Venen machen also ganz den Eindruck von großen in die Länge gezogenen Lacunen. Rein morphologisch kann man sie sich als siebartig durchbrochene Röhren vorstellen, deren seitliche Öffnungen direkt in das lacunäre Gewebe übergehen. Die Folge davon ist, daß bei einer Injektion nicht nur die Venen selbst, sondern auch das Gewebe im ganzen Umkreis sofort mit erfüllt wird. Um das eigentliche Gefäß sichtbar zu machen, ist man gezwungen, mit Schere und Pinzette aufzupräparieren und die Injektionsmasse aus dem Gefäßlumen zu entfernen. Daß bei den auf diese rohe Weise erhaltenen Bildern Täuschungen vorkommen können, liegt auf der Hand. Man muß deshalb zur Kontrolle auch nicht injizierte Tiere heranziehen und bei ihnen die Venen verfolgen. Außerdem läßt sich wohl schon von vornherein vermuten, daß der Verlauf der Venen nicht sehr konstant sein wird, da ja schon die viel besser gegen das umliegende Bindegewebe abgegrenzten Arterien eine so große Variationsfähigkeit zeigten. Aus all diesen Gründen kann man bei den Venen nur den ungefähren Verlauf, die ungefähre Richtung angeben, was auch bei der Fig. 25 in Betracht zu ziehen ist.

Die Anordnung der Körpersammelvenen ist kurz folgende: Unter der großen Schlinge, durch die der Darm den Fuß verläßt und in den Pericardialraum eintritt, vereinigen sich die großen Sammelvenen des Körpers zu dem sogleich noch genauer zu besprechenden Sinus venosus (Fig. 25 *Sin.ven.*). Der Hauptsache nach sind es drei große Äste: ein großer unpaarer in der Medianlinie und je ein kleinerer auf jeder Körperseite. Der Hauptast, den ich seines Strombezirkes wegen Vena visceropedalis nennen möchte, teilt sich kurz vor der Vereinigung mit den beiden andern in drei ziemlich gleich starke Venen. Das vorderste dieser drei Gefäße, in Fig. 25 mit v_1 bezeichnet, sammelt das venöse Blut aus dem vorderen Teil der Geschlechtsorgane und der Muskelhaube, dem ventralen großen Leberlappen, dem Oesophagus, vorderen Schließmuskel und dem vorderen Teil des Mantels. Die mittlere Körpervene v_2 nimmt hauptsächlich das Blut des Darmkanals und der Muskel-

haube in sich auf, soweit nicht schon v_1 diese Organe in ihren Strombezirk gezogen hat. Die am weitesten nach hinten liegende Vene v_3 ist das ableitende Gefäß für den Dünndarm und den hinteren Retractor. Langer hatte dieses Gefäß v_3 im Text nicht beschrieben und es auch nicht in seiner charakteristischen Form abgebildet. Jedoch ist es nicht ausgeschlossen, daß jenes in seiner Abbildung oben an der Dünndarmschlinge etwas sichtbare, kleine Gefäß unsrer Vene v_3

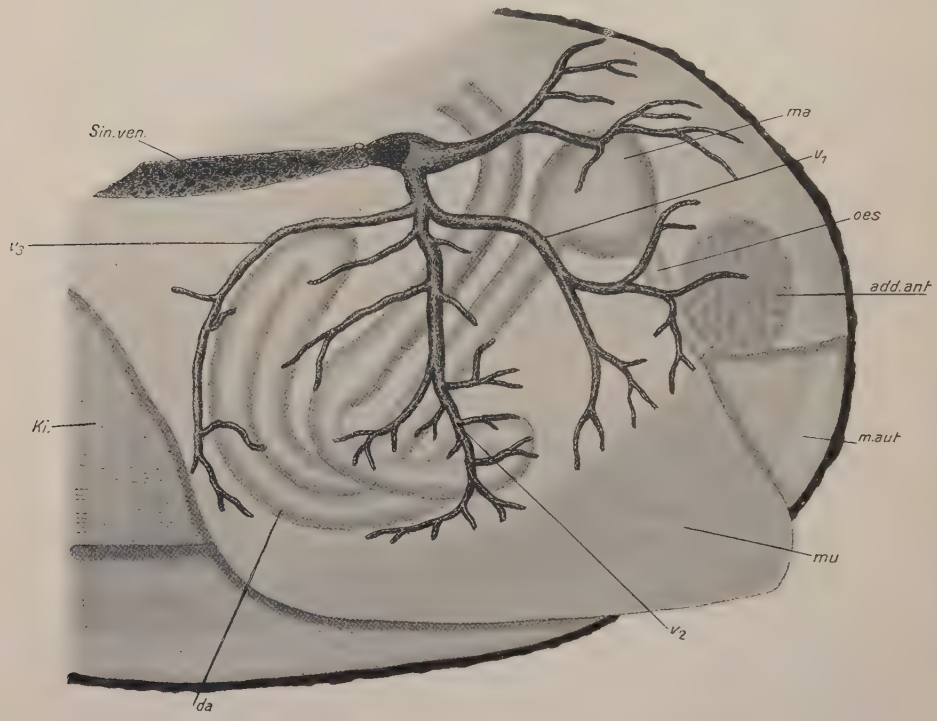


Fig. 25.

Die Venen des Fußes und des Eingeweidesackes. *add.ant*, vorderer Schließmuskel; *da*, Darm; *Ki*, Kiemen; *mant*, Mantel; *ma*, Magen; *oes*, Oesophagus; *mu*, Muskelhaube des Fußes; *Sin.ven*, Sinus venosus; v_1, v_2, v_3, Venen.

entspricht. Dementsprechend hätte er dieses Gefäß nicht für so stark gehalten und es nur als ein ganz schwaches Nebenästchen der großen mittleren Körpervene v_2 angesehen. Dahingegen kannte Fleischmann diese ziemlich genau in der Mitte der dorsalen Fußkante verlaufende Vene, von ihm Pedalsinus genannt. Sie findet sich auch in seiner Abbildung eines Schnittes durch die Kebersche Klappe eingetragen. Auch in meiner Fig. 26 eines Längsschnittes und in Fig. 27

eines Querschnittes durch die Kebersche Klappe ist dieser »Sinus pedalis« deutlich zu sehen. Weiterhin möchte ich auf die Langersche Darstellung der Venen in der Muskelhaube mit einigen Worten eingehen. Wie schon ausgeführt wurde, lassen sich die Venen ihres eigenartigen Baues wegen nur durch Entfernen der Injektionsmasse aus den Gefäßlumina in dem sonst ganz gleichmäßig erfüllten Gewebe darstellen. Ist das groblacunäre Gewebe an sich schon ziemlich gleichmäßig, wie wir es besonders im Fuße der *Anodonta* finden, so ist natür-

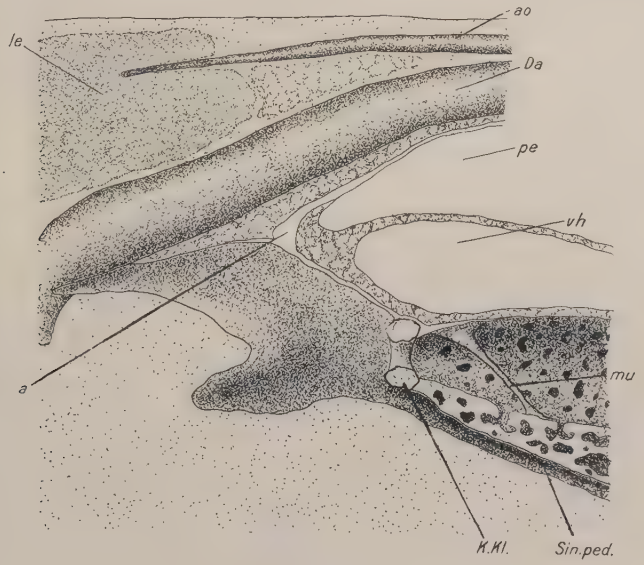


Fig. 26.

Vorderer Teil des Sinus venosus mit der Keberschen Klappe. *ao*, vordere Aorta; *Da*, Darm; *pe*, Pericardialraum; *vh*, Vorhöhle des Bojanusschen Organs; *Sin.ped*, große hintere Fußvene; *K.Kl*, Ringmuskel der Keberschen Klappe; rechts davon der dorsoventrale Muskelfaden *mu*; *le*, Mitteldarmdrüse.

lich der persönlichen Ansicht des Einzelnen ein ziemlich großer Spielraum gelassen, eine in bestimmter Richtung durch Entfernen der Injektionsmasse hergestellte Furche als Vene zu bezeichnen oder nicht. Jedenfalls ist es mir nie gelungen, die größeren Venenstämme weiter als bis an die Muskelhaube zu verfolgen, da von hier ab in derselben eine allgemeine gleichmäßige lacunäre Füllung auftrat. Übrigens stehen diese Beobachtungen im vollen Einklang mit den von A. Brück bei seinen Untersuchungen über die Muskulatur von *Anodonta* gemachten Erfahrungen, daß von Venen in der eigentlichen Muskelhaube

keine Rede mehr sein kann, sondern nur von besonders großen miteinander anastomosierenden Lacunen.

Von den beiden paarigen Venenstämmen, die mit der Vena visceropedalis zusammen den Truncus oder Sinus venosus bilden, verläuft je einer auf der rechten und auf der linken Seite des Körpers. Zu ihrem Strombezirk gehören der Magen, die beiden oberen Leberlappen, die unteren Schichten der Pericardialdrüse und der ganze vordere Teil des Körpers, soweit er nicht sein venöses Blut in die oben genannte Vene v_1 abgibt. Auch aus der obersten Darmschlinge strömt das venöse Blut wieder nach vorn, um sich vor der Keberschen Klappe mit den Körpervenen zu vereinigen. Wie Fig. 26 bei *a* zeigt, tritt keine Kommunikation dieses venösen Blutes mit dem durch die obere Wandung der Nierenvorhöhle fließenden Blutes ein. Ein charakteristisches gemeinsames Merkmal dieser drei großen Sammelvenen ist, daß sie alle ziemlich nahe unter der Oberfläche des Körpers liegen und so von außen vielfach als klare durchscheinende Streifen sichtbar sind.

Die Venen des hinteren Mantelrandes, wie des hinteren Schließmuskels fallen direkt in die Blutlacunen des hinteren gekammerten Teiles des Bojanusschen Organs, stehen aber auch mit dem hinteren Teile des Sinus venosus in Verbindung, der ja seinerseits das »Gefäßnetz« des Bojanusschen Organs mit Blut versieht. Die speziellen Verhältnisse sollen jedoch erst in dem jetzt folgenden Abschnitt über das Bojanussche Organ näher besprochen werden. Die Mantelvenen, sowie ihre Verbindung mit dem Vorhof werden am besten bei der Beschreibung des Kiemenkreislaufs erwähnt werden.

2. Das Bojanussche Organ und der Sinus venosus.

Auf der Dorsalseite des Fußes zieht sich zwischen ihm und dem Pericard ein langes braunes Organ hin: das Bojanussche Organ oder die Nieren. An seinem vorderen Ende fast die oberste Darmschlinge erreichend, gewinnt es hinten zwischen dem Pericardium und dem hinteren Schließmuskel ganz bedeutende Höhe (s. Fig. 1 *Boj.Org.*). Das Innere dieses Organs zerfällt morphologisch in zwei Teile: dem oberen, oder die Vorhöhle, die durch den Ureter mit der Außenwelt in Verbindung steht, und dem unteren excretorisch funktionierenden Teil. Dieser Teil öffnet sich mittels der Nierenspritze in den Herzbeutel. Ein Freilegen der Niere zeigt, daß sie aus zwei nebeneinanderliegenden, vollkommen kongruent gebauten Organen zusammengesetzt ist. Diese Zweiteilung wird auch äußerlich schon dadurch dokumen-

tiert, daß von den eben genannten Öffnungen je eine an jeder Seite liegt. Weiterhin ist auch an dem kolbig aufgetriebenen, gekammerten Übergangsstück zwischen Vorhöhle und Organ, der sogenannten Nierenschleife, die Duplizität des ganzen Organs deutlich ausgesprochen. An dem vorderen Ende kommunizieren sowohl die Vorhöhlen als auch die Nierensäcke miteinander.

Auch im Innern sind Vorhöhle und Organ schon rein morphologisch voneinander zu unterscheiden. Während die erstere eine glatte innere Oberfläche besitzt, ist die Wandung des eigentlichen Organs stark in Falten gelegt. Wie histologische Untersuchungen gezeigt haben, ist die Vorhöhle in der Hauptsache nur als Ausführungsgang für das excretorisch wirkende Hauptorgan zu betrachten.

Die schon erwähnte Teilung des Bojanusschen Organs in eine rechte und eine linke Hälfte wird außer durch den hinteren Retractor noch durch den Sinus venosus bewirkt. Dieses schon von Bojanus gekannte und von ihm »Venenbehälter« genannte Organ beginnt in dem Winkel der obersten Darmschlinge unter dem Bojanusschen Organ. Es setzt sich zusammen aus der großen Vena viscero-pedalis und den beiden Leber- und Magenvenen, so daß ziemlich alles venöse Körperblut im Sinus venosus vereinigt wird. Fast gleichmäßig biegt es sich dann aufwärts und tritt zwischen die beiden Nierenschenkel ein. Öffnet man den Pericardialraum und nimmt Enddarm, Herz und Vorhöfe heraus, so sieht man von vorn etwa vom ersten Drittel der Länge des Bojanusschen Organs ab, das durch die braungrüne Färbung sofort auffällt, den Sinus venosus als dünne häutige Röhre zwischen den beiden Schenkeln der Niere liegen. Entsprechend der hinteren Aufwölbung des Bojanusschen Organs vergrößert sich auch der Sinus venosus am hinteren Retractor nach oben hin. Er ist hier jedoch nicht blind geschlossen, sondern nimmt das venöse Blut von der ventralen Seite des hinteren Schließmuskels, dem hinteren Teile des Pericards und dem Mastdarm auf.

Öffnet man den Sinus der Länge nach, so stellt sich dessen Inneres als eine Art Netz mit sehr vielen runden und ovalen Öffnungen dar. Diese Löcher, deren Größe untereinander auch wieder sehr verschieden ist, führen das Blut teils in die oberen Wände der Vorhöhlen, teils in die schon erwähnten Falten des Bojanusschen Organs. Mehrere Versuche, diese Öffnungen zu zählen, ergaben ungefähr 70—80, vielleicht auch einige mehr. Entgegen der Angabe Griesbachs, daß sie in zwei Reihen angeordnet seien, muß ich Rankins Angabe bestätigen, daß von einer regelmäßigen Anordnung nichts zu merken ist. Jedoch will

mir scheinen, daß das vordere Ende des Sinus venosus mehr Öffnungen als das hintere aufweist, indem sich ihre Anzahl nach hinten zu ganz gleichmäßig verringert.

An seinem vorderen Ende wird der Sinus venosus von einem Ringmuskel abgeschlossen, der Keberschen Klappe (Fig. 26 u. 27). In der Aufsicht erkennt man deutlich, daß die durch die zwei muskulösen Lippen begrenzte Öffnung oval und ungefähr 2—3 mm breit ist. In

Fig. 27.

Querschnitt durch *Anodonta* in der Höhe des vorderen Teiles des Pericardialraumes. *pe*, Pericard; *Da*, Darm; *ao*, Aorta; *vh*, Vorhöhle des Bojanusschen Organs *Boj.org.*; *K.Kl*, Kebersche Klappe; *sin.ped*, große dorsale Fußvene; *f*, Fuß; *a.K.g*, äußerer, *i.K.g*, innerer Kiemengang; *i.K*, inneres Kiemenblatt; *n*, Cerebrovisceralkommissur.

der Fig. 26, die einen Längsschnitt durch den vorderen Teil des Sinus venosus darstellt ist *pe* der Pericardialraum, in den der Darm *da* und die vordere Aorta *ao* eintreten. Begrenzt wird er ventral von den Vorhöhlen des Bojanusschen Organs *vh*, das seinerseits wieder unter den Vorhöhlen liegt. Die Kebersche Klappe *K.Kl.* schließt den Sinus venosus nach vorn ab. An der oberen Mitte ist ein ziemlich starker Muskel *mu* befestigt, der schräg nach hinten quer durch das Lumen

des Sinus venosus zieht und an dessem Grunde mit breiter Basis angeheftet ist. Der Zweck dieses »Muskelriemens«, wie sich Langer ausdrückt, ist sicher der, die Kontraktion des Ringmuskels zu unterstützen. Indessen ist der Ringmuskel auch imstande, wie Langer an einer lebenden Muschel festgestellt hat und Fleischmann bestätigt, nach Durchschneiden des Muskelfadens die Öffnung allein zu verschließen. In Fig. 26 bezeichnet *sin.ped.* noch die große dorsale Fußvene, *le* die Mitteldarmdrüse. Die Fig. 27 zeigt bei *K.Kl.* einen Querschnitt durch die Kebersche Klappe.

In ihren wesentlichen Zügen war diese Klappeneinrichtung schon von Keber, ihrem Entdecker, richtig beschrieben worden. Langer und v. Hessling bestätigten seine Befunde, ebenfalls Fleischmann und Rankin, von denen der erstere den bis dahin Venenschleuse genannten Apparat zu Ehren seines Entdeckers Kebersche Klappe benannte. Seitdem ist sie mit wenigen Ausnahmen, wie z. B. Roule, von allen Forschern wieder aufgefunden worden und für die meisten Lamellibranchier nachgewiesen. Willem und Minne glaubten noch einen zweiten auf der andern Seite des Ringmuskels gelegenen Muskelfaden gefunden zu haben, doch glaube ich, daß es sich hierbei um eine Verwechslung mit einem der zahlreich das Lumen der Venen durchziehenden bindegewebigen Balken handelt.

An seinem hinteren Ende tritt der Sinus venosus durch den Spalt des hinteren Retractors und öffnet sich in eine Reihe von großen unregelmäßigen Höhlungen, die durch querverlaufende Bindegewebsstränge gebildet werden. Dieses grobmaschige Bindegewebe findet sich besonders zwischen den beiden gekammerten Schenkeln des Bojanusschen Organs bis zum hinteren Adductor. Von hier aus entspringen die Lacunen, die sich in die Falten der Nierenschleife hineinziehen. Außer durch den Venensinus wird, wie schon erwähnt, auch noch durch die Venen des hinteren Schließmuskels, des Mastdarms und des diesen umgebenden Gewebes Blut in die genannte Fortsetzung des Sinus venosus geleitet. Diese bis zum Visceralganglion reichenden großen Blutlacunen waren schon v. Rengarten bekannt. Er glaubte auch am Ende des Sinus venosus eine Klappenvorrichtung gefunden zu haben, zu welcher Ansicht er wahrscheinlich dadurch gebracht wurde, daß er den Spalt des hinteren Retractors, der zugleich als Durchgang für den Sinus venosus dient, mit der vorderen Venenklappe verglich. Die andern Autoren, die sich noch über diesen Gegenstand ausgelassen haben, sind Keber, Langer, Fleischmann, Rankin und Willem. Mit Ausnahme von Fleischmann gelangten die genannten

Forscher durchweg zu dem oben angeführten Ergebnis. Fleischmann dagegen glaubte ebenfalls wie v. Rengarten am hinteren Ende des Venensinus eine ähnliche Klappenvorrichtung wie am Vorderende vor sich zu haben, und dahinter einen größeren, auch das Visceralganglion

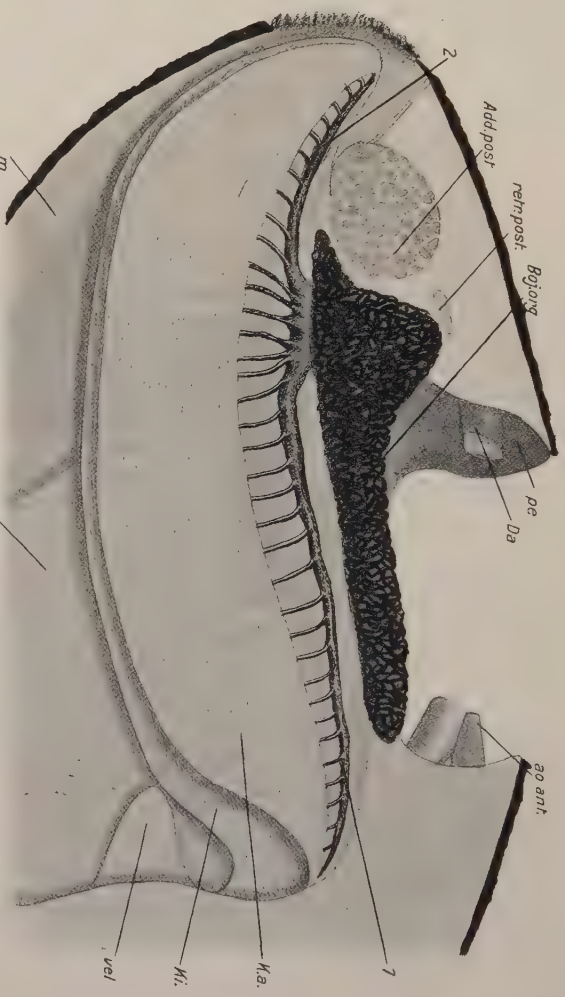


Fig. 28.

Seitenansicht von *Anodonta*. Darstellung der Kiemenarterien. Mantel und oberer Teil der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes sind entfernt. *pe*, Pericard; *Da*, Darm; *ao ant*, vordere Aorta; *retr.post*, hinterer Retractor; *Add.post*, hinterer Schließmuskel; *m*, Mantel; *f*, Fuß; *vel*, Mundlappen; *Ki*, inneres, *Ka*, äußeres Kiemenblatt; *Boj.org*, Bojanussches Organ. 1. Kiemenarterie des äußeren Kiemenblattes; 2. gemeinsame Kiemenarterie beider Kiemenblätter.

umschließenden einheitlichen Sinus, den sogenannten Gangliensinus. Seiner Ansicht nach sollte der Gangliensinus dann in Funktion treten, wenn der Fuß so rasch in die Schale zurückgezogen wird, daß der Sinus venosus das zurückströmende Blut nicht mehr fassen kann. Es ströme dann in den Gangliensinus und von hier aus durch seitliche Öffnungen

in die Mantelreservoire. Diese Hypothese hat nun allerdings einen richtigen Kern, denn da sich die großen Lacunen, die ja die Fortsetzung des Sinus venosus bilden, in die Gefäßnetze der Nierenschleife öffnen, dasselbe aber auch die Mantelreservoire tun, so ist bei plötzlicher Kontraktion des Fußes sehr wohl auch ein Zurückfließen des Blutes durch die Lacunen der Nierenschleife in die Mantelreservoire

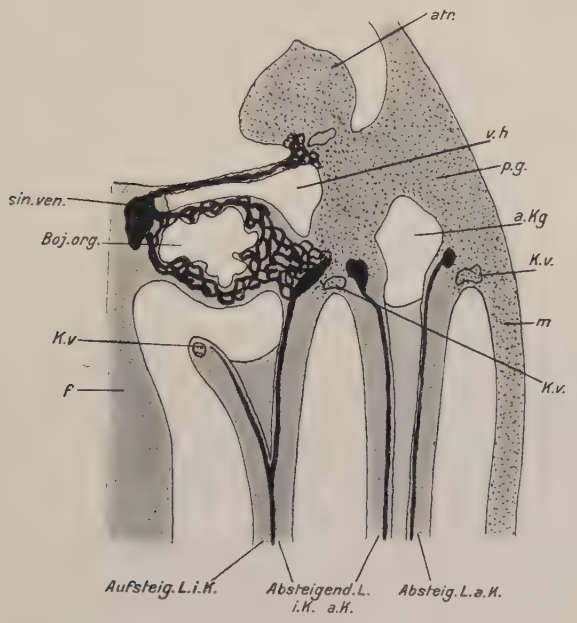


Fig. 29.

Schematischer Querschnitt durch *Anodonta* zur Darstellung der Kiemenarterien. *atr*, Atrium *vh*, Vorhöhle des BOJANUSschen Organs *Boj.org.*; *sin.ven*, Sinus venosus; *p.g*, parenchymatöses Bindegewebe; *K.v*, Kiemenvenen; *a.K.g*, äußerer Kiemengang; *m*, Mantel; *f*, Fuß; *aufst.L.i.K*, aufsteigende Lamelle des inneren Kiemenblattes; *abst.L.i.K*, absteigende Lamelle des inneren Kiemenblattes; *aufst.L.a.K*, aufsteigende Lamelle des äußeren Kiemenblattes; *abst.L.a.K*, absteigende Lamelle des äußeren Kiemenblattes.

hinüber möglich. Voraussetzung ist, daß der hintere Retractor bei seiner Kontraktion nicht das Volumen des Sinus venosus derart verengt, daß das Blut einen besseren Weg durch die Kiemen und die obere Vorhöhlenwand findet.

Die Falten des eigentlichen BOJANUSschen Organs, die wohl zum Zwecke der Vergrößerung der excretorischen Oberfläche entstanden, sind hohl, d. h. von Blutlacunen reichlich durchzogen. Das zu reinigende Körperblut strömt nun aus dem Sinus venosus, wie schon einmal angedeutet, durch die obere Wand der Vorhöhlen direkt in den Vorhof,

umgeht also die Kiemen; in seiner Hauptmasse jedoch benutzt es die Falten des eigentlichen Organs (Fig. 29). Ein Querschnitt durch die Muschel wie ihn Fig. 27 liefert, erläutert diese Verhältnisse sehr schön. Diese Zeichnung ist nach einem Präparat angefertigt, daß ich der Freundlichkeit des Herrn Fernau verdanke. In dem mit *pe* bezeichneten Pericardialraum findet sich der Darm *Da* mit der darüberliegenden Aorta *ao*. Begrenzt wird der Herzbeutel auf der Ventralseite durch die Vorhöhle des Bojanusschen Organs *vh*, die ihrerseits wieder der eigentlichen Niere *Boj.org.* aufliegt. Diese zerfällt in einen rechten und einen linken Schenkel, die durch den Sinus venosus, hier in Höhe der Keberschen Klappe *K.Kl.* getroffen, getrennt werden. Rechts und links des Sinus venosus ziehen die Cerebrovisceralcommissuren des Nervensystems entlang *n*. In dem oberen Teil des Fußes befindet sich der Sinus pedalis *sin.ped.*, durch einige Bindegewebe und Muskelstränge geteilt. Auch sind noch die einzelnen Lamellen der Kiemen zu sehen.

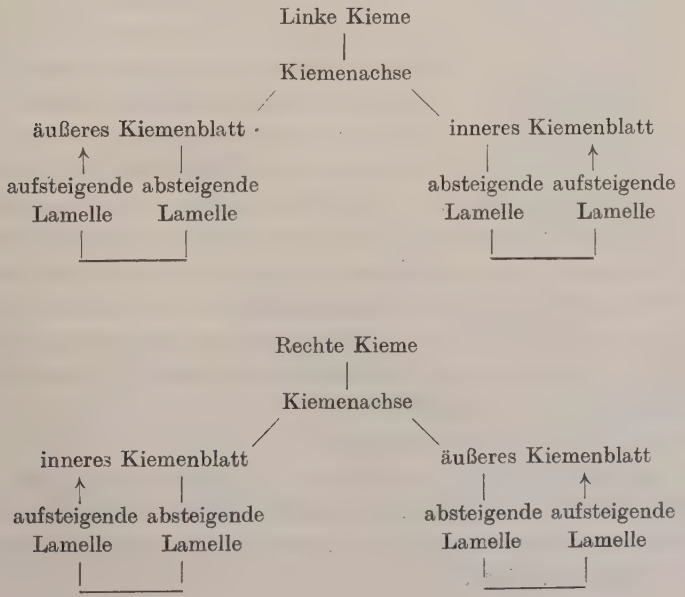
Nach dem Passieren der Falten des Bojanusschen Organs sammelt sich das Blut mit Ausnahme des durch die obere Vorhöhlenwand fließenden Teiles in größere, von einem parenchymatösen Netz umgebenen Gefäßen, um in den Kiemenkreislauf einzutreten.

3. Der Kiemenkreislauf.

In der von den beiden Mantellappen gebildeten Mantelhöhle liegen außer dem Fuß noch jederseits zwei Kiemenblätter, von denen jedes aus zwei Lamellen besteht, die unter sich in recht komplizierter Weise verwachsen sind. Da nun der Kiemenkreislauf von *Anodonta* ohne eine genauere Kenntnis der Morphologie der Kiemen nicht zu verstehen ist, habe ich es für erforderlich gehalten, eine entsprechende morphologische Darstellung dieser Organe gewissermaßen als Einleitung vorauszuschicken. Außer der schon öfters zitierten Arbeit von Langer muß ich noch auf die Untersuchungen von v. Hessling, Bonnet, Posener, Peck, Ménégaux und vor allem Janssens als auf die für unsere Zwecke wichtigsten verweisen. Durch diese Arbeiten wurde jedoch nicht nur die Morphologie der Respirationsorgane der Najaden geklärt, sondern auch durch Aufdeckung ihrer Phylogenie die Morphologie dem Verständnis wesentlich näher gebracht. Eine für die Darstellung des Gefäßsystems in den Kiemen erforderliche morphologische Grundlage läßt sich m. E. wohl am besten an der Hand einer, wenn auch nur kurzen stammesgeschichtlichen Entwicklung dieser Organe geben, wie ich es im folgenden getan habe.

Bekanntlich besitzen die Protobranchier, die am tiefsten stehenden Lamellibranchiaten, noch sehr einfach gebaute Kiemen. Im wesentlichen setzen sich diese zusammen aus einer Achse, an der jederseits eine Reihe von Kiemenblättchen angeheftet ist. Gestützt werden diese Kiemenblättchen durch zwei Chitinstäbchen von ungefähr U-förmiger Gestalt. Die Anordnung dieser Stäbchen ist derart, daß jede von ihnen immer zwei Kiemen zugleich angehört, ein Verhalten, das ja auch bis zu den Eulamellibranchiaten immer wiederkehrt.

Von dieser einfachen Grundorganisation kann man nun die andern Kiemenformen sukzessive ableiten. Zuerst strecken sich die Kiemenblättchen in die Länge und werden so zu Kiemenfäden. Um eine weitere Vergrößerung der Respirationsfläche zu erzielen, biegen sich die Kiemenfäden gegenläufig um, und zwar die äußere nach außen und die innere nach innen. Dadurch daß die Kiemenfäden, jetzt auch Filamente genannt, durch seitliche Flimmerreihen miteinander in engeren Zusammenhang treten, kann man von Kiemenblättern und Kiemenlamellen sprechen. Es besteht also jede Kieme aus zwei Kiemenblättern, die sich ihrerseits wieder aus zwei Kiemenlamellen zusammensetzen. Da diese von Lang herrührende Nomenklatur ihrer Zweckmäßigkeit wegen auch im folgenden angewandt werden soll, empfiehlt es sich wohl zur besseren Orientierung das Langsche Schema hier wiederzugeben:



Diese bei den Filibranchiern auftretenden noch ziemlich einfachen Verhältnisse erleiden beträchtliche Abwandlungen bei den Pseudo- und Eulamellibranchiaten. Bei den ersteren treten weitere Einfaltungen der Lamellen ein, und zwar derart, daß die Falten zweier Lamellen desselben Kiemenblattes sich paarweise einander gegenüberliegen. Zwischen den am weitesten eingefalteten Filamenten dieser beiden Lamellen, auch Haupt- oder Grenzfilamente genannt, entstehen nun bindegewebige Verbindungen, die sogenannten interlamellären Brücken. Durch sie wird das Innere jedes Kiemenblattes in eine Reihe dorsoventral verlaufender Fächer abgeteilt. Um den Abschluß dieser Fächer nach außen noch vollständiger zu machen und dadurch abermals eine Vergrößerung der Respirationsfläche zu erzielen, können schon bei den Pseudolamellibranchiern teilweise Verbindungen zwischen den benachbarten Filamenten ein und derselben Lamelle eintreten.

Derartige Verhältnisse führen direkt hinüber zu den Eulamellibranchiern oder echten Blattkiemern, zu denen ja auch *Anodonta* gehört. Charakteristisch für die Kiemen dieser Gruppe ist also, daß erstens die zwei Lamellen eines Kiemenblattes durch interlamelläre Brücken miteinander in Verbindung stehen und zweitens auch die Filamente ein und derselben Lamelle durch ebenfalls regelmäßig auftretende interfilamentäre Brücken miteinander verknüpft sind. Eine Flächenansicht der Kiemen ergibt dementsprechend ein feines Gitterwerk mit regelmäßigen ovalen Öffnungen. Da nun die von diesen Öffnungen ausgehenden Kanäle die Lamelle nicht rechtwinklig zu deren Oberfläche durchbohren, sondern vielfach schräg, ja sogar gewunden, so entspricht die durch die inneren Öffnungen hervorgerufene Netzzeichnung im Innern der Kiemenfächer nicht genau dem äußeren Netz sondern ist unregelmäßiger. Dieser Umstand wird uns bei der Beschreibung der respiratorischen Gefäßnetze wieder entgegentreten.

Als für unsre Zwecke wichtig wäre aus der Morphologie der Kiemen noch hervorzuheben, daß die interfilamentären Verbindungen etwas zurück oder tiefer liegen, so daß sich die Kiemenfäden als schmale lange Wülste über der Oberfläche der Kiemen quer zu deren Längserstreckung erheben. Die Filamente sind es also, die den Kiemen das fein gerippte Aussehen verleihen.

Die auch bei *Anodonta* vorhandenen »Chitin«stäbchen liegen ihrer Stammesgeschichte entsprechend in zwei Reihen in den Filamenten. Auch sie sind wesentlich bei der späteren Beschreibung des respiratorischen venösen Netzes.

Schließlich ist noch ein für die Zirkulation bedeutsamer Unterschied zwischen innerem und äußerem Kiemenblatt zu erwähnen, der wohl auf die Nebenfunktionen des äußeren Blattes als Aufbewahrungsort für die Glochidien zurückzuführen ist. Die Lamellen des äußeren Blattes besitzen nämlich sehr viel breitere interlamellare Brücken, so daß durch die Kiemenfächer die Lamellen bis zum freien unteren Ende der Kiemen hin in bedeutender Breite voneinander getrennt bleiben. Bei der inneren Kieme weichen im Gegensatz hierzu die Lamellen nur in ihrem oberen Drittel auseinander, während im unteren distalen Teil die Kiemenfächer auf einen Querschnitt zum einfachen Spalt zusammengedrückt erscheinen.

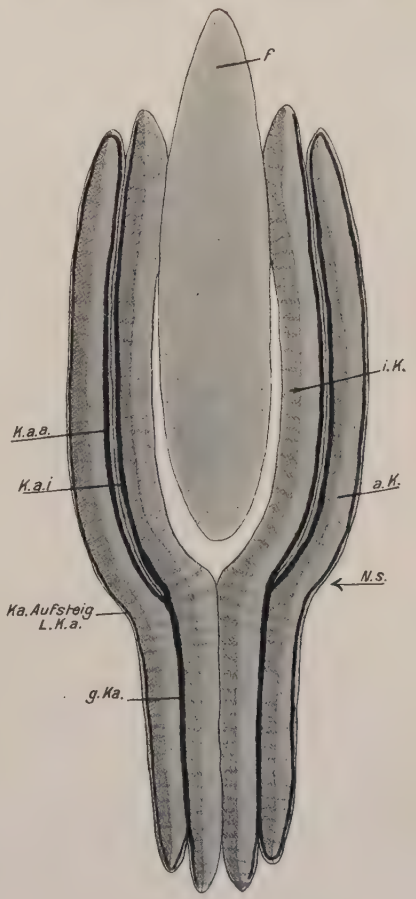


Fig. 30.

Schematische Aufsicht der Anordnung der Kiemenarterien. *f*, Fuß; *i.k*, inneres, *a.K*, äußeres Kiemenblatt; *K.a.a*, Kiemenarterie des äußeren Kiemenblattes; *K.a.i*, Kiemenarterie des inneren Kiemenblattes; *g.K.a*, gemeinsame Kiemenarterie; *K.a.aufst.L.K.a*, Kiemenarterie der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes; *N.s*, Gegend der Nierenschleife.

Nach diesen einleitenden morphologischen Bemerkungen können wir nun zur Beschreibung des Kiemenkreislaufs selbst übergehen. Unterhalb des Bojanusschen Organs sammelt sich nach dem Passieren von dessen Lacunen das venöse Blut in der Scheidewand der beiden Kiemengänge in einem bzw. zwei großen Längsgefäßen erster Ordnung, den großen Kiemenarterien. Das zu dem inneren Kiemenblatt gehörige Längsgefäß steht, so lange es unter dem Bojanusschen Organ entlang läuft, mit demselben in Verbindung, wie es im schematischen Querschnitt Fig. 29 zeigt. In Fig. 28 sind Herz und Vorhöfe herausgenommen, um das Gefäßnetz des Bojanusschen Organs darstellen zu können (*Boj.org.*). An der

Nierenschleife entwickelt sich in einem parenchymatösen Gewebe die große gemeinsame hintere Längsarterie (1), während der nach vorn zu verlaufende Gefäßstamm (2) nur der äußeren Kieme *Ka* angehört. Von den übrigen Bezeichnungen bedeuten *Ki* innere Kieme, *Da* der Darm, *ao.ant.* vordere Aorta, *Add.post.* hinterer Schließmuskel, *vel.* Mundlappen, *m* Mantel und *f.* Fuß, *retr.post.* hinterer Retractor.

Die Längsarterie des äußeren Kiemenblattes trennt sich von dem Gefäß des inneren in der Gegend der Nierenschleife. Wir haben infolgedessen in der vorderen Hälfte der Kiemenscheidewand zwei Arterien, im hinteren Teile nur eine gemeinsame (Fig. 30). Diese Längsgefäße sind jedoch nicht scharf abgesetzt gegen das umgebende Gewebe, sondern liegen in einem schwammigen Parenchym eingebettet, das bei Injektion mit genügend dünnflüssigen Massen stets mit erfüllt

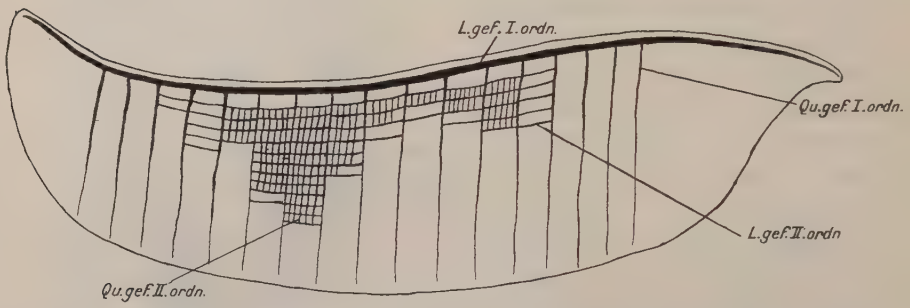


Fig. 31.

Schema der Zirculation in den Kiemen. *L.gef.I.ordn.*, Längsgefäß I. Ordnung (Sammelgefäße); *L.gef.II.ordn.*, Längsgefäß II. Ordnung; *Qu.gef.I.ordn.*, Quergefäß I. Ordnung; *Qu.gef.II.ordn.*, Quergefäß II. Ordnung.

wird. In diesem Gewebe sondern sich aus den großen Längsgefäßen erster Ordnung senkrecht hierzu und quer zu den Kiemen Quergefäße erster Ordnung ab. Je nach der Größe der Muschel ist die Zahl dieser Quergefäße verschieden. Bei einem mittelgroßen Individuum beträgt sie ungefähr 35—40. Wie auch aus dem Querschnitt Fig. 29 und dem Längsschnitt Fig. 34 hervorgeht, verlaufen sie in den interlamellaren Verbindungsbrücken. Die Quergefäße erster Ordnung der aufsteigenden Lamelle des inneren Kiemenblattes entspringen aus den Quergefäßen der absteigenden Lamelle ungefähr am Ende des obersten Drittels der Kiemen, von wo sie sich wieder nach oben wenden. Die entsprechenden Gefäße der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes entspringen aus einem Längsgefäß erster Ordnung, das aus dem Umbiegen des Längsgefäßes der absteigenden Lamelle desselben Blattes in die aufsteigende an ihrem vorderen und hinteren Ende ent-

steht. Jedoch muß ich gestehen, daß mir eine vollständige Injektion der arteriellen Gefäße dieser Kiemenlamellen nicht gelungen ist, obwohl ich die Injektion bis zu Gewebezerreißungen in der andern Lamelle durchgeführt habe. Ganz aussichtslos ist, was ich gleich nebenbei erwähnen möchte, dieser Versuch immer verlaufen bei Tieren, deren äußere Kiemenblätter mit Glochidien erfüllt sind, oder bis vor kurzem waren.

Aus diesen parallel den Filamenten verlaufenden Quergefäßen erster Ordnung zweigen sich kleine Längsgefäße zweiter Ordnung ab, die die Quergefäße untereinander verbinden. Sie entsprechen in Zahl und Verlauf genau den interfilamentären Verbindungen.

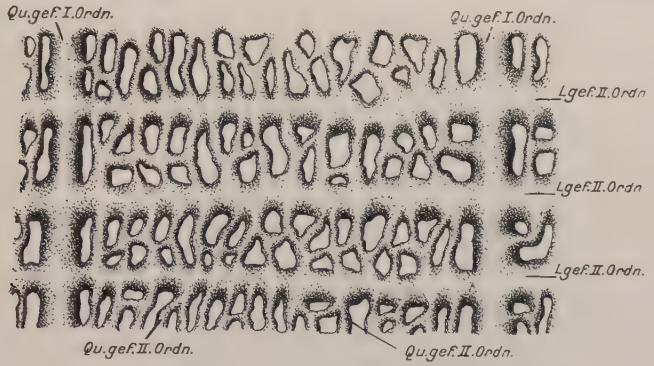


Fig. 32.

Ansicht eines Stückes des respiratorischen arteriellen Netzes der Kiemen zwischen zwei Quergefäßen I. Ordnung. *Qu.gef.I*, Quergefäße I. Ordnung; *L.gef.II*, Längsgefäße II. Ordnung; *Qu. gef.II*, Quergefäße II. Ordnung.

Dieses aus den bisher beschriebenen Gefäßen gebildete grobe Netz ist schon ziemlich lange bekannt. Als »kammartige Anastomosen« werden diese Längsgefäße zweiter Ordnung schon von Bojanus beschrieben; Treviranus (zit. nach Langer) nennt sie »längslaufende Verbindungsgefäße«, und schließlich sind sie besonders eingehend von Langer und von v. Hessling beschrieben worden. Diese Forscher vervollständigten das Bild noch insofern, als sie noch Quergefäße zweiter Ordnung hinzufügten. Ein einfaches Schema, das, wie wir noch sehen werden, auch für die Venen seine Gültigkeit behält, veranschauliche diese Verhältnisse (Fig. 31). Von den durch die Lamellen und die interlamellaren Verbindungsbrücken gebildeten Kiemenfächern führen feine mit Epithel ausgekleidete Kanälchen nach außen und dienen so der Zirkulation des Atemwassers. Wie schon oben bemerkt, sind die Mündungen dieser von Posner »Wasserkanälchen«

genannten Röhrchen im Innern sehr unregelmäßig angeordnet, im Gegensatz zur äußeren Oberfläche. Diesem Umstand entspricht auch auch das arterielle respiratorische Netz. In Fig. 32 ist ein Teil dieses Netzes dargestellt. Es sind *Qu.gef.I.Ordng.* zwei Quergefäße erster Ordnung, die durch drei Längsgefäße zweiter Ordnung *L.gef.II.Ordn.* miteinander verbunden werden. Zwischen diesen Längsgefäßen befinden sich die unregelmäßigen Anastomosen der Quergefäße zweiter Ordnung *Qu.gef.II.Ordn.* Die Lücken dieses Netzes sind also nur die inneren Öffnungen der Wasserkanälchen.

Führt man außer der Injektion der Kiemengefäße durch den Sinus venosus auch noch eine solche mit andersfarbiger Injektions-

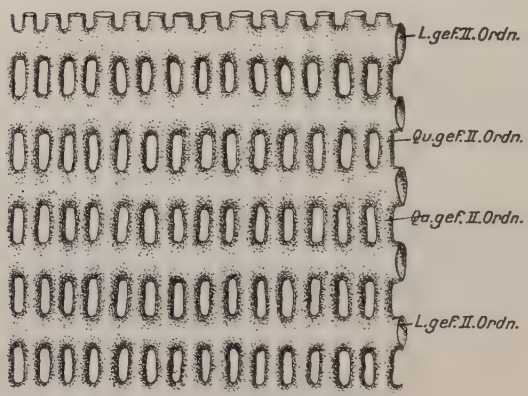


Fig. 33.

Ansicht eines Stückes des respiratorischen venösen Netzes. *L.gef.II.Ordn.*, Längsgefäße II. Ordnung; *Qu.gef.II.Ordn.*, Quergefäße II. Ordnung.

masse vom Vorhof des Herzens aus, so findet man in jeder Lamelle näher der äußeren Oberfläche ein zweites Gefäßnetz liegen, das das schon gefundene innere teilweise überdeckt: es ist das abführende arterielles Blut führende venöse Netz. In allen Stücken ähnlich wie das arterielle Netz gebaut, sind seine Maschen nur viel regelmäßiger angeordnet, entsprechend den regelmäßigen äußeren Öffnungen der »Wasserkanälchen« Fig. 33. Beide Netze jeder Lamelle, das äußere venöse und das innere arterielle, stehen durch kleine Übergangskanälchen miteinander in Verbindung. Nach den durch Injektion erhaltenen Bildern sind diese Übergangskanälchen sehr regelmäßig an die Filamente geknüpft. Fig. 34 möge diese Verhältnisse erläutern. Wir haben hier in der interlamellaren Brücke ein arterielles Quergefäß erster

Ordnung (*aI*), das in beide Lamellen die Längsgefäße zweiter Ordnung abgibt (*aII*) Die Übergangskanälchen sind hier mit *Ugef* bezeichnet. Jedoch werden wir gleich noch auf die Abweichung der durch Injektionen erhaltenen Bilder von den durch Schnitte erhaltenen zu sprechen kommen.

Schon von Rengarten konstatierte, daß in jeder Lamelle außer diesen zwei Netzen noch ein drittes existiert, und zwar in den Filamenten zwischen den »Chitin«stäbchen. Langer und v. Hessling bestätigten diese Angaben und führten den Namen »Stäbchenkanal« ein. Entsprechend dem Bau der Filamente führen diese Stäbchenkanäle quer an der Kieme herab und biegen an dem freien unteren Rande wieder nach oben in die aufsteigende Lamelle um. Mit dem darunter liegenden venösen Netz, mit dem sie durch häufige Anastomosen verbunden sind (Fig, 34), haben sie also gemeinsam, daß sie arterielles Blut führen. An ihrem oberen Ende münden sie zwischen den auseinanderweichenden und in die Nachbarfilamente umbiegenden Stäbchen in das auch die großen Venenstämme umgebende parenchymatöse Bindegewebe.

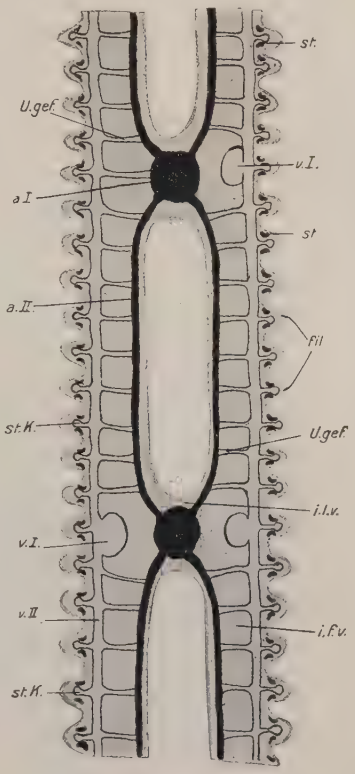


Fig. 34.

Querschnitt durch die Kiemen, um die Beziehungen des arteriellen und des venösen respiratorischen Netzes zueinander zu zeigen. *fil*, Filamente; *i.l.v*, interlamellare Verbindungen; *i.f.v*, interfilamentare Verbindungen; *st*, »Chitin«stäbchen; *a.I*, arterielles Quergefäß I. Ordnung; *a.II*, arterielles Längsgefäß II. Ordnung; *U.gef*, Übergangsgefäße vom arteriellen zum venösen Netz; *v.I*, venöses Quergefäß I. Ordnung; *v.II*, venöses Längsgefäß II. Ordnung; *st.k*, »Stäbchen«kanäle.

Entsprechend dem arteriellen inneren Gefäßnetz führen auch aus dem venösen an beiden Lamellen eines Kiemenblattes nach außen liegenden Gefäßnetz größere Quergefäße erster Ordnung das arterielle Blut den großen an der Basis der Kiemen in deren Längsrichtung verlaufenden Kiemensammelvenen zu. Wie auch aus dem Schema (Fig. 34) ersichtlich ist, braucht nicht jeder Kiemenarterie immer ein abführendes Kiemengefäß zu entsprechen, wenn es auch meist der Fall ist. Im großen

und ganzen ist jedoch die Zahl der querverlaufenden Venen ebensogroß als die der Arterien. Wie die Fig. 35 zeigt, entspricht die Anzahl der Kiemensammelvenen den Verwachsungslinien der Basis der Kiemen miteinander bzw. mit dem Mantel. Infolgedessen sind im vorderen Teil des Körpers, wo die aufsteigenden Lamellen der inneren Kiemen des Fußes wegen auseinanderweichen, zweimal drei also sechs große Längsgefäße vorhanden, hinten jedoch nur fünf. Die große mittelste Vene, in Fig. 35 mit 1 bezeichnet, verläuft an der Verwachsungsnaht der aufsteigenden Lamellen der inneren Kiemen entlang und teilt sich vorn in zwei Äste (1*a* und 1*b*). An den beiden Enden der Kiemen steht sie in Verbindung mit dem Gefäß 2. Dieser große Gefäßstamm muß als das eigentliche abführende Kiemengefäß bezeichnet werden, da es in der Kiemenachse entlang läuft. Wie schon oben ausgeführt, können wir doch bei den Lamellibranchiaten nur von einer rechten und einer linken Kieme sprechen, die sich nur zum Zwecke der Vergrößerung der Atmungsoberfläche nach oben umgebogen haben und so den Anschein erwecken, als seien jederseits zwei Kiemen vorhanden. Ein zweiter Grund, die Sammelvene 2 als Hauptkiemenvene zu bezeichnen ist noch darin zu sehen, daß sie allein mit dem Vorhof in direkter Verbindung steht. Als an der Basis der beiden absteigenden Lamellen befindlich, liegt sie in der Scheidewand zwischen innerem und äußerem Kiemengang. Der Über-

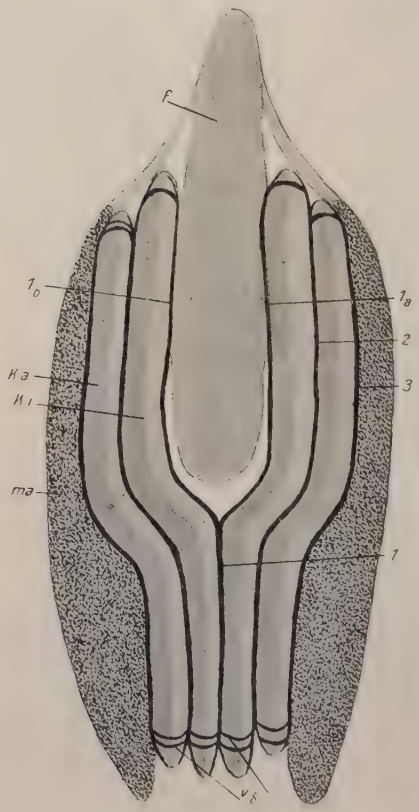


Fig. 35.

Schematische Aufsicht der Anordnung der Kiemenvenen. *f*, Fuß; *ka*, äußeres, *ki*, inneres Kiemenblatt; *ma*, parenchymatöses Gewebe der Mantelreservoire. 1. gemeinsame Vene der aufsteigenden Lamellen der inneren Kiemenblätter, sich nach vorn teilend in 1*a* und 1*b*; 2. Hauptvene, den absteigenden Lamellen beider Kiemenblätter gemeinsam; 3. Vene der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes; *v.g*, Verbindungsgefäße der drei Kiemenvenen untereinander.

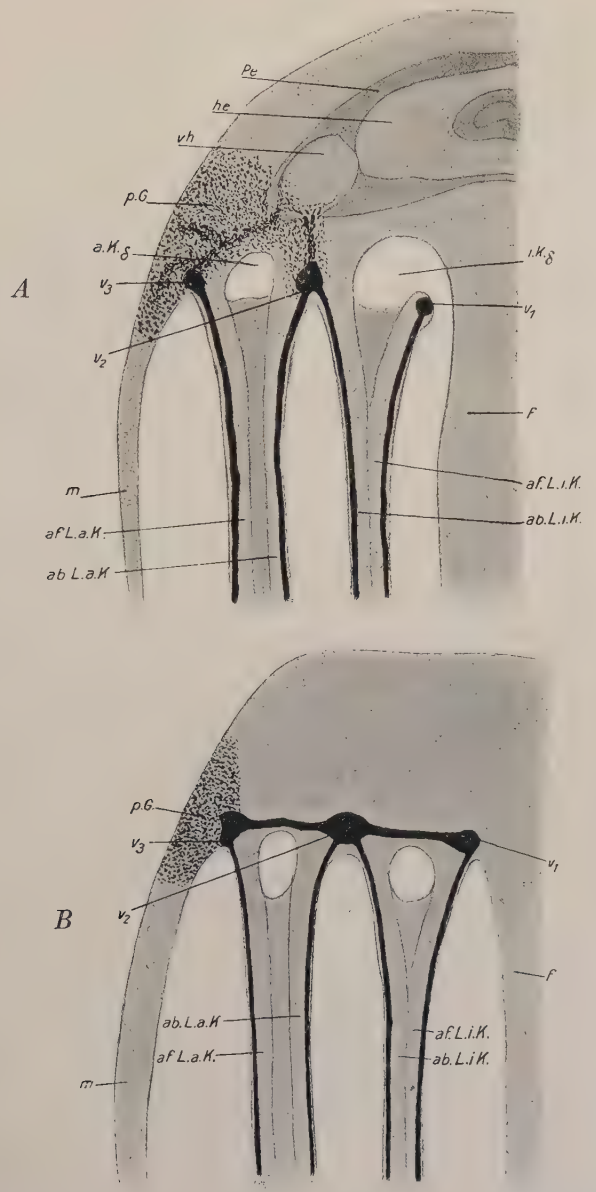


Fig. 36 *A* und *B*.

Schematische Querschnitte durch *Anodonta* zur Veranschaulichung des Verlaufs der Kiemenvenen. *pe*, Pericard; *he*, Herz mit Darm; *vh*, Vorhof; *m*, Mantel; *f*, Fuß; v_1, v_2, v_3, Sammelvenen; *p.G*, parenchymatisches Gewebe des Mantels. *a.k.g*, äußerer, *i.k.g*, innerer Kiemengang; *ab.L.a.K*, absteigende Lamelle des äußeren Kiemenblattes; *af.L.i.K*, aufsteigende Lamelle des inneren Kiemenblattes; *ab.L.i.K*, absteigende Lamelle des inneren Kiemenblattes; *af.L.a.K*, aufsteigende Lamelle des äußeren Kiemenblattes.

gang in den Vorhof geschieht durch ein parenchymatöses Netz, das in der Kiemenscheidewand an der Nierenschleife beginnt, so daß von hier aus bis nach dem vorderen Ende der Kiemen hin die Vene fortlaufend mit dem Vorhof in direkter Verbindung steht. Außerdem hängt dieses Netz auch mit dem schwammigen Gewebe des Mantels zusammen. Diese Verhältnisse sind auch schon von Langer sehr richtig auf Taf. II, Fig. 8, abgebildet worden. Das dritte große Gefäß 3 verläuft an der Anheftungslinie der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes mit dem Mantel entlang. Bei nicht zu praller Injektion, d. h. wenn das Lacunenystem des Mantels nicht zu stark erfüllt ist, sieht man diese dritte Kiemenvene sehr gut, da sie dann nicht in dem erfüllten Gewebe der Mantelreservoire verschwindet (Fig. 36 *A*). Diese drei Kiemenvenen stehen durch besondere Gefäßschlingen miteinander in Kommunikation sowohl am vorderen als auch am hinteren Ende. Fig. 36 *B* gibt ebenfalls in schematischer Weise eine Vorstellung davon, indem die vorderen Venenverbindungsgefäße im Längsschnitt, die Venen selbst im Querschnitt dargestellt sind. Eine Aufsicht davon gab ja auch schon Fig. 35. Die Anzahl der Verbindungsgefäße ist verschieden, manchmal nur eins, öfters aber mehrere.

Ähnlich wie die arteriellen Längsgefäße sind auch die entsprechenden Venen in ihrer ganzen Längserstreckung von einem parenchymatösen Netze umgeben, das sich von ihnen aus leicht injizieren läßt. Venen und Arterien stehen also schon hier miteinander in Verbindung, so daß eine wenn auch geringe Menge Blut aus dem Bojanusschen Organ unter Umgehung der eigentlichen Kiemen direkt in den Vorhof gelangt. Jedoch muß man wohl annehmen, wie auch Langer, v. Hessling und Posner hervorhoben, daß hier bei der Dünne der Kiemenscheidewand, sehr wohl eine gewisse Arterisation des venösen Blutes stattfinden könne.

Die in der Aufsicht das venöse Gefäßsystem der Kiemen zeigende Fig. 37 ist so zu verstehen, daß der Mantel in seinem centralen Teile entfernt wurde. An dem hinteren stehen gebliebenen Stück erkennt man die Sammelvene der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes *Ka* im Querschnitt (3). Weiterhin ist der obere Teil der äußeren Kiemen fortgenommen und gestattet so einen Einblick in die Zirkulationsverhältnisse des inneren Kiemenblattes *Ki*. Das Blut gelangt also mittels des parenchymatösen Netzes *pa.G.* in den Vorhof *vh* und von da aus ins Herz *he*. Die übrigen Bezeichnungen sind dieselben wie bei Fig. 29. Also: *pe*, Pericardialraum; *Da*, Darm; *ao.ant.*, vordere Aorta; *ao.post.*, hintere Aorta; *Add.post.*, hinterer Schließ-

muskel; *vel*, Mundlappen; *ma*, Mantel; *f*, Fuß; *retr.post*, hinterer Retractor.

Die soeben geschilderten durch Injektionen klar gelegten Zirkulationsverhältnisse in den Kiemen von *Anodonta* führte bei den ersten

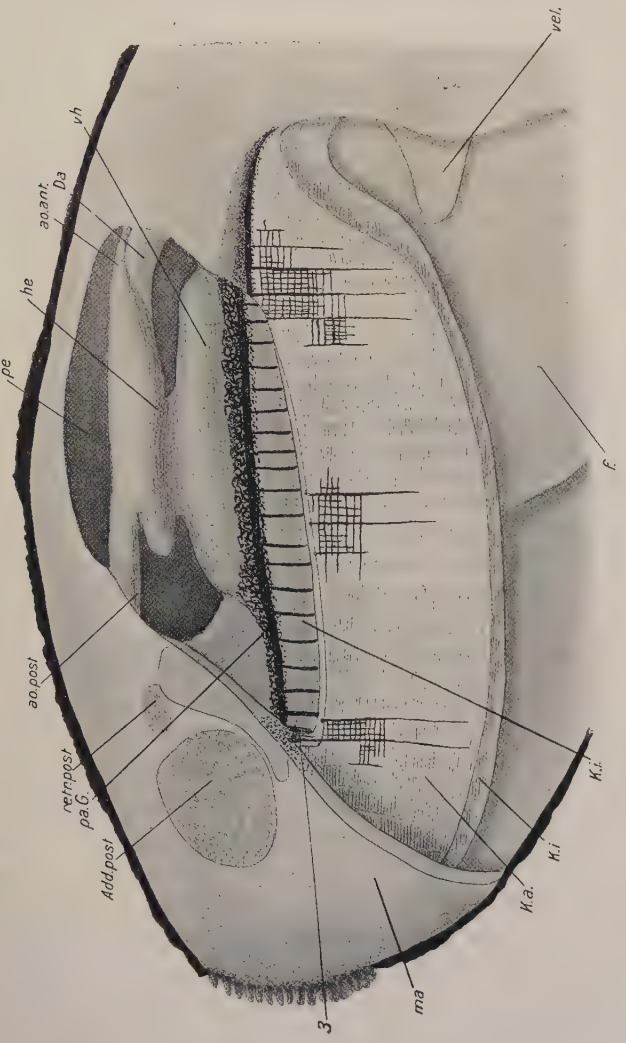


Fig. 37.

Seitenansicht von *Anodonta* zur Darstellung der Kiemenvenen. *pe*, Pericardialraum; *he*, *Herz*; *vh*, Vorhof; *Da*, Darm; *ao.ant*, vordere Aorta; *ao post*, hintere Aorta; *retr.post*, hinterer Retractor; *Add.post*, hinterer Schließmuskel; *vel*, Mundlappen; *ma*, Mantel; *f*, Fuß; *k.a*, äußeres, *ki*, inneres Kiemenblatt; *pa.g*, parenchymatöses Gewebe der Kiemenscheidewand mit der Hauptvene; 3. Kiemenvene der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes.

sich hiermit beschäftigenden Forschern zu der Ansicht eines geschlossenen Blutkreislaufs, d. h. eines Kreislaufs mit Arterien, echten Capillaren und Venen. Die exstremsten Vertreter dieser Ansicht waren Langer und v. Hessling. Da aber die Ähnlichkeit der respiratorischen Netze mit echten Capillaren fast täuschend ist, so mußte der Langersche

Schluß, wie Posner ganz richtig bemerkt, so nahe liegen, »daß man sich wundern müßte, wenn er nicht gezogen wäre«. Je mehr sich aber die histologische Technik vervollkommnete, desto mehr mußten die nun folgenden Untersuchungen der Acephalen- im besonderen der Najadenkieme zu dem Schluß kommen, daß von echten Gefäßen keine Rede sein könne, sondern nur von Lacunen. Posner erkennt als echte Gefäße nur die Quergefäße erster Ordnung an, da in ihnen noch ein Endothel nachweisbar sei, alles übrige jedoch sei ein lacunäres Gewebe. Die »Stäbchenkanäle« wären insofern etwas abgetrennt von den übrigen Lacunen, als sie an ihrer Basis von den Stäbchen begrenzt würden. Peck steht in histologischen Fragen auf demselben Standpunkt, jedoch läßt er die Stäbchenkanäle bei *Anodonta* ganz verschwinden. Janssens versagt jedoch auch den Injektionen ihre Berechtigung nicht. Auf seinen Fig. 4 und 5 erkennt man bei *ief* und *iaf* die von mir als Längsgefäße zweiter Ordnung bezeichneten Anastomosen der venösen und arteriellen Netze wieder. Wenn das Trennungsgewebe beider Netze auch nach Janssens lacunär ist, so heben sich doch die bezeichneten Längs-»gefäße« deutlich heraus. Ja sogar den von mir als Quergefäße zweiter Ordnung benannten kleinsten Anastomosen der beiden Netze räumt Janssens eine gewisse Existenzberechtigung wenigstens für den Winter ein. Wie schon Bonnet und Peck gesehen und beschrieben haben, liegen nämlich an den interfilamentären Brücken, in denen sich also die Längsgefäße zweiter Ordnung befinden, gelb- oder braungefärbte Mineralkörnchen, die sich nach Janssens aus Calciumkarbonat und Calciumphosphat zusammensetzen. Die Gewebe zwischen den einzelnen Wasserporen derselben Längsreihe bleiben also frei von diesen Körnchen. Janssens sagt nun weiter: »Il reste ainsi entre deux pores voisins un espace lacunaire canaliforme qui constitue une sorte de canalicule sanguin qu'on pourrait nommer 'canalicule transverse'. Les petits canaux n'existent pas en été, quand les concretions sont absentes; toute la partie moyenne de la branchie est alors lacunaire.» Schließlich möchte ich auch noch auf die Regelmäßigkeit der Übergangskanälchen zwischen dem arteriellen und dem venösen Netz hinweisen. Obwohl ich gern zugebe, daß das gesamte innere Gewebe der Kieme lacunär ist, vermute ich doch, daß, in Analogie mit dem von Janssens beobachteten Verlauf der Längsanastomosen der Netze, auch für den Verlauf der Übergangskanälchen in den Septen eine gewisse, wenn ich mich so ausdrücken darf, Präformation vorhanden ist. Jedoch muß die Klärung dieser Sachlage besonderen histologischen Forschungen über die Kiemen der *Anodonta* vorbehalten bleiben.

4. Der Mantel und seine Zirkulationsverhältnisse.

Nachdem wir schon kurz erwähnt hatten, daß die vorderen und hinteren Teile des Mantels ihr Blut in das Bojanussche Organ abgeben, blieben noch die betreffenden Verhältnisse vom Mittelteil des Mantels zu beschreiben übrig. Löst man eine frische Muschel aus ihrer Schale, so sieht man nahe der Anheftungslinie des Mantels an der Schale eine breite durchscheinende Linie verlaufen, die sich nach vorn und hinten in dem parenchymatischen Gewebe des Mantels verliert. Injiziert man von dieser großen Lacune aus das Organ, so werden einerseits die Lacunen des Mantelrandes gefüllt, anderseits tritt aber die Injektionsmasse auch in den Vorhof über. Jene durchscheinende Linie ist also die schon Keber und Langer bekannte Kreisvene des Mantels. Was ich jedoch sofort betonen möchte ist, daß man dieses »Gefäß« absolut nicht mit der Kranzarterie (*Art.coron.pall.*) vergleichen darf. Diese ist im Gegensatz zur Kreisvene, die nur eine große Lacune darstellt, sehr gut vom umliegenden Bindegewebe abgegrenzt, was auch bei der Injektion scharf hervortritt. Eine zweite ebenso gebaute Vene findet sich häufig, aber nicht immer in der Mitte des Mantels, die innere Kreisvene. Da nun genügend dünnflüssige Injektionsmassen eine gleichmäßige Färbung und Füllung des Mantels hervorrufen, histologische Schnitte verhältnismäßig nur sehr wenig Bindegewebe zeigen, so muß man auch hier wieder zu dem Schluß kommen, daß die »Capillarnetze« Langers nur auf zu dickflüssige Injektionsmassen zurückzuführen sind, demgemäß also Kunstprodukte vorstellen.

Die ganze Blutmenge des mittleren Mantelteiles zusammen mit den oberen Venen der Pericardialdrüse vereinigt sich mit dem Blut der Kiemenvenen in dem schwammigen Bindegewebe an der Basis der Vorhöfe und strömt dann in dieselben hinein. Beim Öffnen der Vorhöfe sieht man auch auf dem Grunde zwischen den Muskel- und Bindegewebssträngen etwa 15—20 größere Öffnungen liegen. Auch kann manchmal eine größere durch mehrere kleinere Öffnungen, die dann in einer Gruppe zusammenstehen, ersetzt sein. Durch die am weitesten nach außen zu liegenden tritt das Mantelblut, durch die andern das arterielle Blut der Kiemen ein. Jedoch benutzt diese letzteren Öffnungen auch noch das aus dem Sinus venosus durch die obere Wand der Vorhöhlen des Bojanusschen Organs strömende, infolgedessen also noch venöse Blut. Diese Blutmenge zusammen mit der des Mantels bewirkt, daß wir im Herzen kein rein arterielles, sondern gemischtes Blut vorfinden.

Zum Schluß wäre noch auf eine Eigentümlichkeit des mittleren und hinteren Mantelabschnittes hinzuweisen. Es ist das die Fähigkeit, durch gewaltige Ausdehnung der Lacunen einen großen Teil des gesamten Körperblutes in sich aufzuspeichern. Die hierzu besonders geeigneten Teile werden deshalb auch als Mantelreservoire bezeichnet.

Die ersten Bemerkungen hierüber finden wir wieder bei Garner, der bei einigen Lamellibranchiaten im Mantel zwei Säcke konstatierte, die manchmal von »Gaseous fluid« erfüllt seien. Keber schreibt: »Blickt man in die Mantelhöhle einer mit Gewalt ein wenig geöffneten Muschel hinein, so sieht man, sofern die Tiere noch frisch und lebenskräftig sind, alle dem Auge wahrnehmbaren Organe turgeszierend. Insbesondere findet man oft den häutigen Teil des Mantels anscheinend blasig ausgedehnt und selbst wulstig hervortretend.« Während sich Langer hierüber gar nicht äußert, schreibt von Hessling über das Schwellgewebe des Mantels, daß bei vollständiger Füllung eine »starke Turgeszenz hervorgerufen« würde. Auch E. Ray Lankester erwähnt die Mantelreservoire. Die eingehendste Beschreibung liefert jedoch Fleischmann in seiner besonders gegen Griesbach und Kollmann und deren Theorie der Wasseraufnahme gerichteten Schrift »die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten«. Seine diesbezüglichen Worte lauten: »Der vordere Teil des Mantels zwischen dem vorderen Schließmuskel und der Leber und dem rotbraunen Mantelteil ist dünn und wenig von Flüssigkeit erfüllt; dahinter beginnt der dicke von Blut geschwellte Abschnitt, dessen Kaliber sich mehr und mehr steigert, je näher er dem hinteren Schalenschließer kommt. Die bedeutendste Turgescenz liegt unterhalb der knäuelförmigen Windungen der Niere und unter dem hinteren Schließmuskel, da dort, wo nur die Kiemen in die Mantelhöhle herabhängen, gerade am meisten Platz geboten ist, damit der Mantel sich hereinwölbe. Die Grenze des Blutreservoirs gegen den vorderen dünnen Teil des Mantels verläuft in einer gebogenen Linie, welche vom hinteren Drittel des Mantelrandes aufsteigt ungefähr gegen die Mitte der Umbonen; ihre Convexität ist nach vorn gerichtet.« Nach meinen Beobachtungen, die sich im allgemeinen mit denen Fleischmanns decken, ist die schematische Fig. 38 angefertigt. Ein Unterschied besteht nur darin, daß die Grenze des Mantelreservoirs mehr nach vorn zu verlagert ist. Die Dicke dieser Blutbehälter kann besonders im hinteren Teil sehr beträchtlich, bis zu 1 cm anwachsen. Die beiden Fig. 38 *A* und *B*, die Querschnitte durch die ganzen Muscheln zeigen, sind nach Objekten angefertigt, die mittels Kohlensäureschnees und Äther bei einer Temperatur von —80° C

gefroren und dann mit einer feinen Säge durchgesägt sind. Fig. *A* zeigt die Blutreservoire eines Tieres in normalen Umständen, während *B* die durch die mit Glochidien erfüllte äußere Kieme hervorgerufene Verschiebung des Dickenmaximums nach unten zu zeigt. Es bedeuten bei diesen Abbildungen *he* das Herz mit dem darinliegenden Darm, *vh* die Vorhöfe, *Boj.org.* das Bojanussche Organ und die darüber

Fig. 38 *A* und *B*.

Schematische Querschnitte durch gefrorene Muscheln. *pe*, Pericardialraum; *he*, Herz mit Darm; *vh*, Vorhöfe; *Boj.org*, Bojanussches Organ; *h.r*, hinterer Retractor; *f*, Fuß; *ki*, inneres, *k.a*, äußeres Kiemenblatt; *m.R*, Mantelreservoire.

liegenden Vorhöhlen desselben. *f* ist der Fuß, *Ki* das innere Kiemenblatt, *Ka* das äußere, *hr* hinterer Retractor und *M R.* die Mantelreservoire.

Für einige andre Muscheln wurden die Fleischmannschen Resultate bestätigt durch Cuénot, der die Mantelreservoire als notwendig für die Schwellung des Fußes ansieht: «Il y a simplement passage et accumulation du sang du manteau dans le pied; en ouvrant de force un Acéphale retracté on voit très bien le manteau gonflé par le sang chassé du pied (*Arca, Venus, Tapes*).»

Auch über das Fassungsvermögen dieser Blutreservoire besitzen wir einige zahlenmäßige Angaben, die ebenfalls von Fleischmann herrühren. Danach verhält sich die Blutmenge in den Reservoiren zu der Blutmenge im übrigen Körper wie 1 zu 2.

Mit der Darstellung dieser Blutreservoire sind wir schon einer wichtigen Lebensfunktion der Muscheln näher getreten, auf die wir jetzt am Schlusse dieser Arbeit noch eingehen wollen: Die Schwellung des Fußes und damit die Ortsbewegung der Lamellibranchiaten.

VI. Allgemeine Blutzirkulation, Schwellung des Fußes und Bewegung der Muscheln.

Schon die ersten über das Gefäßsystem der Muscheln arbeitenden Forscher wie Bojanus, Treviranus, Garner und Milne-Edwards hatten über die Richtung und den Verlauf der Blutzirkulation in dem Körper der Lamellibranchiaten im allgemeinen ziemlich richtige Vorstellungen, wenn sie allerdings auch über die funktionelle Bedeutung gewisser, für den Kreislauf wichtiger Organe, wie z. B. des Bojanusschen Organs, noch nicht im Klaren waren. Das Verdienst, auch in diesen Fragen durch ihre sorgfältigen Arbeiten Aufklärung gebracht zu haben, gebührt den schon oft zitierten beiden Forschern Keber und Langer. Nach ihnen ist der normale Kreislauf, d. h. der bei einer ungestörten ruhenden Muschel statthabende, folgender:

Durch die beiden Aorten gelangt das Blut aus dem Herzen in den Körper. Ein Teil tritt in den Mantel über und gelangt teilweise direkt wieder in den Vorhof, so daß ein Stromkreis mithin schon geschlossen wäre. Die größere Menge des Blutes dringt jedoch in den Fuß hinein. Aus dessen Lacunen sammeln es die Venen wieder und führen es in den Sinus venosus. Ein kleiner Teil des noch venösen Blutes geht nun direkt durch die obere Wand der Vorhöfe des Bojanusschen Organs in den Vorhof und schließt so einen zweiten Stromkreis. Wiederum hat aber die Hauptmenge des Blutes einen andern Weg eingeschlagen, indem es durch die Falten des Bojanusschen Organs den Kiemen zuströmt. Durch das Passieren der Kiemen arteriell geworden, tritt das Blut wieder in die Vorhöfe ein und der Kreislauf beginnt von neuem.

Wenn man jedoch genau vorgehen will, muß man außer den beiden bisher genannten noch einen dritten Nebenkreislauf hinzufügen. Er wird durch das gemeinsame parenchymatöse Netz der zu und abführenden Längsgefäße erster Ordnung der Kiemen hergestellt. Eine schematische Darstellung der Blutzirkulation bei den Lamellibranchiaten würde also wie Schema 39 aussehen. Da jedoch die meisten Muscheln

infolge Mangels andrer Fortbewegungsorgane mit Hilfe von abwechselnder Anschwellung und Kontraktion des Fußes sich von der Stelle bewegen, diese Schwellung aber durch Blutstauung hervorgerufen wird, so müssen natürlich besondere Modifikationen in der Richtung und Intensität des Blutkreislaufes eintreten.

Das ihnen so rätselhaft erscheinende Anschwellen des Fußes und des Mantelrandes konnte sich die Mehrzahl der oben genannten Forscher, denen sich noch K. E. von Baer, van Beneden, Delle Chiaje und Leydig anschlossen, nur erklären, durch eine absolute Volumvergrößerung des Muschelkörpers mittels Aufnahme von Wasser in das Blutgefäßsystem. Daß diese Erscheinung nur durch Blutstauung hervorgerufen werde, also nur eine Volumverschiebung des Körpers, keine Volumvergrößerung sei, findet sich zuerst bei Keber ausgesprochen. Durch seine Entdeckung der später nach ihm benannten Klappe am Anfangsteil des Sinus venosus hatte auch er ja erst das mechanische Hilfsmittel für eine Blutstauung in den Händen. Trotzdem bestand die Ansicht von einer Wasseraufnahme in das Blut noch weiter fort und fand ihre kräftigsten Vertreter in Langer, v. Hessling, Agassiz, Kollmann und vor allem Griesbach. Die Wasseraufnahme sollte stattfinden entweder durch das Bojanussche Organ und die Pericardialdrüse oder durch Intercellulargänge oder durch besondere Öffnungen in der Schneide des Fußes, den sogenannten Pori aquiferi.

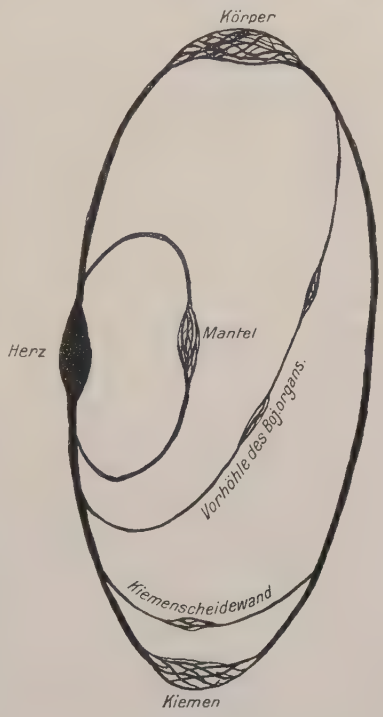


Fig. 39.
Schema des Blutkreislaufs von *Anodonta*. Ein Hauptkreislauf. Drei Nebenkreisläufe.

Nachdem schon von verschiedenen Forschern wie Carrière, Barrois und Cattie aus histologischen Gründen die Theorie der Wasseraufnahme angegriffen war, wurde ihre völlige Unhaltbarkeit am schärfsten von Fleischmann nachgewiesen. In seiner schon zitierten Arbeit: »Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten« betrachtet er be-

sonders von der mechanischen und physiologischen Seite her die Wasseraufnahme, und stellt am Schluß eine genaue Theorie der Schwellung durch Ansammeln von Blut in dem betreffenden Organ auf.

Nach ihm spielt sich der Vorgang in der Art ab, daß nach Schluß der Venenklappe »das Herz mit größerer Volumenausdehnung zu pulsieren beginnt.« Dadurch staut sich das Blut in den Fußlacunen und treibt im Zusammenhang mit einer gleichzeitigen Erschlaffung der Längsmuskeln und Kontraktion der Quermuskulatur den Fuß aus der Schale hervor. Das zur Schwellung nötige Blut soll vom Herzen aus den Mantelreservoiren gewissermaßen herbeigesaugt werden. Indessen ist durch den Turgor kein Stillstand der Zirkulation eingetreten, sondern der Nebenkreislauf des Mantels bleibt in Tätigkeit. Außerdem sind aber auch die Kiemen noch in einer wenn auch freilich verminderten Tätigkeit, da ja das Blut aus dem hinteren Mantelteil durch die Netze der Nierenschleife und von da in die Kiemen strömt. Ferner tritt von Zeit zu Zeit eine Bluterneuerung auch im geschwellt bleibenden Fuß ein, indem sich die Keberssche Klappe hin und wieder ein wenig öffnet. Durch leichtes Einziehen des Fußes ist dieser Vorgang auch äußerlich sichtbar. Stärkere Pulsation des Herzens bewirkt gleich darauf, daß der Fuß wieder vollkommen ausgestreckt wird. Es kann so »manchmal eine Muschel stundenlang ohne jede Bewegung mit ausgestrecktem Fuß in Ruhe verharren«.

In einer zwei Jahre später erschienenen Arbeit über die Wasseraufnahme bei den Mollusken bekräftigt Fleischmann nochmals seine Ansicht, gibt aber einen Fall von wirklicher Wasseraufnahme zu. Und zwar handelt es sich um einen von Schiemenz beobachteten Fall bei *Natica Josephina*, der auch bis heute der einzige seiner Art geblieben ist. Allerdings ist hier ein vom Blutgefäßsystem vollständig isoliertes besonderes Wassergefäßsystem vorhanden. Außer der durch das rhythmische Öffnen der Keberschen Klappe bewirkten Bluterneuerung gestattet nach Fleischmann vielleicht auch die durch die Schwellung sehr verdünnte Wandung des Fußes einen Gasaustausch zwischen dem Blut und dem umgebenden Wasser.

Rankin bestätigt in seiner Arbeit über das Bojanussche Organ der Teichmuschel die Befunde Fleischmanns durchaus, zieht jedoch noch die beiden Aortenklappen in den Kreis seiner Beobachtungen. Darnach soll die hintere Aortenklappe bei der Ausdehnung des Fußes eine wichtige Rolle insofern spielen, als sie geschlossen bleibt und dadurch das Blut zwingt, durch die vordere Aorta in den Fuß zu strömen. Kontrahiert sich nun der Fuß, so schließt sich die vordere Aorten-

klappe ganz automatisch, indem das rückströmende Blut die Klappenmembran rings an die Wände andrückt. Es wird so ein Rückwärtseinströmen des Blutes in das Herz vermieden. Gleichzeitig sind die Kebersche Klappe und die hintere Aortenklappe geöffnet. Das Blut strömt aus dem Sinus venosus auf den bekannten Wegen ins Herz und, da ja die vordere Aorta versperrt ist, durch die hintere Aorta in die Mantelreservoire.

Der nächste, die Mechanik der Schwellung des Muschelfußes untersuchende Forscher, ist Ménégaux. Auch er stellt sich in allen Punkten auf die Seite Fleischmanns: «Quand l'animal veut étendre son pied, les faisceaux musculaires longitudinaux se relâchent, en même temps que les faisceaux transversaux de la masse viscérale se contractent et chassent le sang dans les lacunes pédieuses. Le cœur, battant avec plus de force, envoie du sang dans l'artère pedieuse.»

Diese mehr oder weniger spekulativen Theorien über die zur Turgeszenz führenden Blutbewegungen wurden auf experimentellem Wege im Jahre 1899 von den beiden belgischen Forschern Willem und Minne kritisch untersucht. Das Ergebnis war ein durchaus andres, als wie bisher vermutet wurde.

Um eine sichere Grundlage für die Mechanik des ganzen Vorganges zu erhalten, bestimmten sie vor allem den Druck des Blutes im Herzen von *Anodonta* und kamen zu dem überraschenden Ergebnis, daß «la pression sanguine, dans un cas type, correspondant à 4 contractions par minute, a été trouvé de 1 centimètre d'eau à la fin de la diastole et des $3^1/_2$ centimètre au maximum systolique», also ein derartig niederer Druck, wie er nicht einmal bei andern Mollusken wiederkehrt. Fleischmann und Ménégaux ließen beide nach Erschlaffung der Körperlängsmuskulatur und Kontraktion der Quermuskeln das Herz schneller und stärker arbeiten und so durch Einpressen des Blutes in den Fuß die Schwellung eintreten. Nach Willem und Minne ist dies jedoch deshalb unmöglich, weil 1. der Druck im Herzen zu gering ist und 2. im Augenblick der Schwellung ein hoher Druck in der vorderen Aorta und im Ventrikel herrschen müßte. Es tritt jedoch direkt das Gegenteil ein, wie die von den beiden Forschern aufgenommenen Druckkurven über die Druckabnahme im Herzen während der Schwellung des Fußes zeigen.

«Le gonflement du pied est dû non pas à l'activité du cœur mais au relâchement élastique des tissus auparavant contractés.»

Die schon von Fleischmann angeführten spontanen Kontraktionen des Fußes sollen nach Willem auf Kontraktionen des hinteren

Retractors zurückzuführen sein. Der Zweck dieser Bewegung ist der, die Tätigkeit des Herzens zu unterstützen. Außerdem soll gleichzeitig die Kebersche Klappe geschlossen werden und durch diese beiden Vorgänge alles Blut aus dem Sinus venosus und dem Bojanusschen Organ in die Kiemen getrieben werden und so die geringe Blutmenge im Herzen erhöht werden.

Diese neue Theorie der Schwellung des Fußes hat vor den älteren vor allem den Vorzug, daß sie sich auf exakten Messungen aufbaut. Und in der Tat sind bisher Einwände gegen sie nicht erhoben worden.

Zum Schluß sei es mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, meinen herzlichsten Dank auszusprechen für das gütige Interesse, das er allzeit dieser Arbeit entgegengebracht hat, deren Ausführung auch auf seine Anregung zurückzuführen ist. Desgleichen möchte ich Herrn Priv.-Doz. Dr. W. Harms ebenfalls für die freundliche Unterstützung, die er mir zuteil werden ließ, vielmals danken.

Marburg, im Februar 1913.

Literaturverzeichnis.

1. Agassiz, Über das Wassergefäßsystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII. 1857.
2. Th. Barrois, Les pori aquiferi et les ouvertures des glandes byssogènes à la surface du pied des Lamellibr. Lille 1883.
3. — Sur l'introduction de l'eau dans le système circulatoire des Lamellibr. et sur l'anatomie des Lucinides. Lille 1884.
4. — Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibr. Lille 1885.
5. R. S. Bergh, Beiträge zur vergleichenden Histologie. Aus dem histol.-embryol. Institut zu Kopenhagen. Anat. Hefte. I. Abt. Hft. 31. (Bd. X, Hft. 1). 1898.
6. L. Bojanus, Sendschreiben an Herrn Chev. G. de Cuvier. Isis. Bd. IV. 1819.
7. H. Boltzmann, Beiträge zur Kenntnis der Pericardialdrüse der Lamellibr. Wien, Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XVI. Hft. 2. 1906.
8. Bonnet, Bau und Circulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morphol. Jahrb. 1876.
9. J. Carrière, Die Fußdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäßsystem der Lamellibr. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.
10. — Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.
11. J. Th. Cattie, Über die Wasseraufnahme bei den Lamellibranchiaten. Zool. Anz. Jahrg. 6. 1883.

12. L. Cuénot, Études sur le sang, son rôle et sa formation dans la série animale. 2ième partie. Invertébrés. Not. prélim. Arch. Zool. Exp. T. V. 1888.
13. — Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2ième partie. Invertébrés. Arch. Zool. Exp. T. IX. 1891.
14. Dogiel, Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
15. A. Fleischmann, Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XLII. 1885.
16. — Die Wasseraufnahme der Mollusken. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1888.
17. W. Flemming, Über Bindesubstanz und Gefäßwandung der Mollusken. Habilitationsschrift. Rostock 1871.
18. — Bemerk. hinsichtlich der Blutbahnen und Bindesubstanzen bei Najaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.
19. Garner, On the anatomy of the Lamellibranchiate conchifera. 1841.
20. H. Griesbach, Über den Bau des Bojanusschen Organs der Teichmuschel. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 43. I. 1877.
21. — Über die Gefäßwandung und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1882.
22. — Bemerkungen zur Injektionstechnik bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.
23. — Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Jahrg. 6. 1883.
24. — Zur Frage: Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Jahrg. 7. 1884.
25. — Zur Frage: Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Jahrg. 8. 1885.
26. — Über Wasseraufnahme bei den Mollusken. Tageblatt d. 58. Vers. d. Naturf. u. Ärzte. Diskussion von Carrière u. Ziegler. 1885.
27. C. Grobben, Über die Pericardialdrüse der Lamellibr. Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie dieser Molluskenklasse. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VII. 1888.
28. — Über den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibr. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. IX. 1891.
29. F. Gutheil, Über den Darmkanal und Mitteldarmdrüse von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIX. 1912.
30. R. Hanitsch, Die Wasseraufnahme bei Cyclas und Anodonta. Inaug.-Diss. Jena. 1884.
31. von Hessling, Die Perlmuschel und ihre Perlen. Leipzig 1856.
32. Br. Hofer, Über die Lähmung des Hydroxylamins auf die kontractilen Elemente. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. VII. 1890.
33. Fr. Janssens, Les branchies des Acéphales. La Cellule. T. IX. 1893.
34. E. Yung, Relations hypothétiques entre le sang des Lamellibr. et le milieu ambiant. Verh. Schweiz. Nat. Gesellsch. Frauenfeld. Jahrg. 70. 1887.
35. Keber, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichtiere. Königsberg 1851.
36. J. Kollmann, Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibr., Aplysien und und Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876.
37. — Die Bindesubstanz der Acephalen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.

38. J. Kollmann, Über Verbindungen zwischen Cölom und Nephridien. Festschr. z. 300jähr. Best. Univ. Würzburg gewidmet von der Univ. Basel. 1882.
39. — Pori aquiferi und Intercellulargänge im Fuße der Lamellibr. und Gastropoden. Verh. Naturf. Gesellschaft Basel. 7. Teil. 2. Hft. 1883.
40. A. Lang, Vergleichende Anatomie der wirbellosen Tiere. II. Aufl. Mollusca.
41. Langer, Das Gefäßsystem der Teichmuschel. 2 Teile. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. VIII (1854). Bd. XII. (1856).
42. E. Ray Lankester, The supposed taking in and shedding out of water in relation to the vascular system of Molluscs. Zool. Anz. Jahrg. 7. 1884.
43. — The Coelom and the vascular system of Mollusca and Arthropoda. Nature. Vol. XXXVII. 1888.
44. — Notes on the coelom and the vascular system of Mollusca and Arthropoda. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXIV. 1893.
45. Fr. v. Leydig, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn 1883.
46. — Zelle und Gewebe. Neue Beiträge zur Histologie des Tierkörpers. Bonn 1885.
47. A. Ménégaux, Contributions à l'étude de la Turgescence chez les Bivalves siphonés et asiphonés. Bull. Soc. Zool. France. T. XIV. 1889.
48. — De la Turgescence chez les Lamellibranches. Compt. Rend. T. CVIII. 1889.
49. — Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Thèse. Besançon 1890.
50. Milne-Edwards, Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comp. Vol. III. 1848.
51. H. Peck, The minute Structure of the Gills of Lamellibranchiate Mollusca. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XVII. 1877.
52. Posner, Über den Bau der Najadenkieme. Arch. f. mikr. Anat. T. XI. 1875.
53. C. Rabl, Bemerkungen über den Bau der Najadenkieme. Jenaische Zeitschr. Bd. XI. 1877.
54. W. M. Rankin, Über das Bojanussche Organ der Teichmuschel (An. cygnea Lam.). Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. XXIV. 1890.
55. von Rengarten, De Anodontae vasorum systemate. Diss. Inaug. Dorpat. 1853.
56. L. Roule, Sur quelques particularités histologiques des Mollusques acéphales. Compt. Rend. T. CIII. 1886.
57. — Recherches histologiques sur les Moll. lamellibr. Journ. Anat. et Phys. Paris. 23ième année. 1887.
58. Sabatier, Anatomie de la moule commune. Ann. des Sc. nat. 6ième série. T. V. 1877.
59. P. Schiemenz, Über die Wasseraufnahme bei den Lamellibranchiern und Gastropoden (einschließlich der Pteropoden). Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Bd. V. 1884.
60. — Über die Wasseraufnahme bei den Lamellibr. und Gastropoden (einschließlich der Pteropoden). 2. Teil. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Bd. VII. 1887.

61. P. Schüler, Über die Beziehungen der kavernösen Räume im Bindegewebe der Anodonta zu den Blutgefäßen. Dissertation. Halle 1885.
62. A. Schuberg, Zoologisches Praktikum. Bd. I. Leipzig 1910.
63. A. Theiler, Zur Anatomie und Histologie des Herzens von Arca. Jenaische Zeitschr. Nat. Bd. XLII. 1906.
64. Joh. Thiele, Die Mundlappen der Lamellibr. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.
65. Toureng, Sur le système circulatoire du Dreissenssia polymorpha. Compt. Rend. T. CXVIII. 1894.

LEBENSLAUF.

Am 12. April 1889 wurde ich, HERMANN KARL GUSTAV SCHWANECKE, als Sohn des verstorbenen Kaufmanns GUSTAV SCHWANECKE in Wernigerode a. H. (Provinz Sachsen) geboren. Ich bin evangelisch-unierten Bekenntnisses und preußischer Staatsangehörigkeit. Den ersten Unterricht erhielt ich in der Bürger-Mittelschule meiner Vaterstadt von Ostern 1895 bis Ostern 1898, wo ich auf das Fürstl. Stolberg. Wernigerodische Gymnasium überging. Von Ostern 1901 ab besuchte ich die Oberrealschule zu Halberstadt, die ich Ostern 1908 mit dem Zeugnis der Reife verließ.

Von diesem Zeitpunkt ab studierte ich in Marburg Naturwissenschaften und Geographie.

Meine akademischen Lehrer waren: ANDRÉE, v. DALWIGK, TH. FISCHER, HARMS, HENSEL, KAYSER, KORSCHELT, KRÜMMEL, MEYER, NATORP, OBST, RÜHL, SCHENCK und ZINKE.

Das Rigorosum bestand ich am 26. Februar 1913. In der folgenden Zeit hielt ich mich in Berlin auf, um meine Studien in Geographie und Anthropologie fortzusetzen.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.